

R 3835

ISSN 0395-7217

Avril 1987  
Trimestriel

fascicule

1

**BULLETIN**

**D'ÉCOLOGIE**

MUSE. NAT. HIST. NAT.  
PHANÉROGAMIE  
PARIS

Tome

18

# SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

(reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976)

## Bureau pour l'année 1986 :

*Président* : M. LAMOTTE, Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75231 Paris Cedex 05.

*Vice-Présidents* : Z. MASSOUD, Laboratoire d'Écologie Générale, Museum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

P. LOSSAINT, CNRS, CEPE Louis Emberger, route de Mende, B.P. 5051, 34033 Montpellier Cedex.

*Présidents honoraires* : G. LEMEE, P. GRISON, J.A. RIOUX, CL. DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, P. PESSON, G. RICOU.

*Secrétaire Général* : P. BLANDIN, Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.

*Secrétaire Générale adjoint* : Mme C. JEANSON, Laboratoire d'Écologie Générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

*Trésorier* : F. DE BEAUFORT, Secrétariat Faune-Flore, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

*Trésorier adjoint* : R. GUYETANT, Laboratoire d'Écologie Animale, Faculté des Sciences, La Bouloie, 25030 Besançon Cedex.

## Bulletin d'Écologie :

*Directeur de la Publication* : Secrétaire Général

*Fabrication du Bulletin* : R. DAJOZ, Laboratoire d'Écologie Générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

## Conseil pour l'année 1986 :

BARBAULT R., Laboratoire de Zoologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.

de BEAUFORT F. (adresse ci-dessus).

BELLAN G., Station Marine d'Endoume, CNRS, rue Batteries des Lions, 13007 Marseille.

BLANDIN P. (adresse ci-dessus).

BOUDOURESQUE C., Laboratoire de Biologie Végétale, UER des Sciences de la Mer et de L'Environnement, Luminy — 70, route de Léon Lachamp, 13288 Marseille Cedex 2.

BOURNAUD M., Département de Biologie Animale et Écologie, Université Claude Bernard, 43, boulevard du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex.

CARBIENER R., Botanique et Cryptogamie, UER des Sciences Pharmaceutiques, Université Louis Pasteur, B.P. 10, 67048 Strasbourg Cedex.

CORRE J.J., Laboratoire de Systématique et de Géobotanique méditerranéennes, Institut de Botanique, 163, rue Auguste Broussonnet, 34060 Montpellier Cedex.

DELPECH R., 1, rue Henriette, 92140 Clamart.

ELKAIM B., Laboratoire d'Hydrobiologie, 12, rue Cuvier, 75005 PARIS.

EUZET L., Laboratoire de Parasitologie Comparée, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.

GILOT B., Laboratoire de Biologie Végétale, Université Scientifique et Médicale de Grenoble, B.P. 53, 38041 Grenoble Cedex.

GIRARD C., Botanique-Écologie Végétale, Institut National Agronomique, 78850 Thiverval-Grignon.

GRENOT C., Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex

GUYETANT R. (adresse ci-dessus).

JEANSON C. (adresse ci-dessus).

LAMOTTE M. (adresse ci-dessus).

LEBRETON P., Département de Biologie Végétale, Laboratoire de Phytochimie (Systématique et Écologie), Université Claude Bernard, 43, boulevard du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex.

LEGAY J.M., Département de Biologie Générale et Appliquée, Laboratoire de Biométrie, Université Claude Bernard, 43, boulevard du 11 Novembre, 69622 Villeurbanne Cedex.

LEVIEUX J., Station de Zoologie Forestière de l'INRA, Ardon, 45160 Olivet.

LOSSAINT P. (adresse ci-dessus).

MASSOUD Z. (adresse ci-dessus).

PERTHUISOT J.P., Laboratoire de Biogéologie et de Bios-tratigraphie ; Institut des Sciences de la Nature, Université de Nantes, 2, rue de la Boussinière, 44072 Nantes.

RAPP M., CEPE Louis Emberger, route de Mende, B.P. 5051, 34033 Montpellier cedex.

TESTARD P., Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.

TOUFFET J., Laboratoire d'Écologie Végétale, Complexe scientifique de Beaulieu, 35042 Rennes Cedex.

Avril 1987  
Trimestriel

fascicule 1

# BULLETIN D'ÉCOLOGIE



**SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE**

Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976

**SECRÉTARIAT GÉNÉRAL**

C/O Secrétariat «Faune Flore»

57, rue Cuvier, 75231 PARIS Cedex 05

Tél. 336.54.32

Bibliothèque Centrale Muséum



33001004085329



**Tome 18**

Inv. 11 988

# BULLETIN D'ÉCOLOGIE

— Tome 18 - N° 1 — Avril —

## SOMMAIRE

|                                                                                                                                                                                                                  |    |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| G. LEMEE. — Dynamique de fermeture par régénération et évolution morphométrique du hêtre dans les vides d'une forêt non exploitée (Réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau) .....                      | 1  |
| M. DESIÈRE. — Écologie des Coléoptères coprophiles en prairie permanente pâturée. II. Les «brigades» de Coléoptères adultes coprophiles .....                                                                    | 13 |
| H. SANDOZ. — Bioclimatologie du mélèze d'Europe ( <i>Larix europaea</i> DC = <i>Larix decidua</i> Mill.) : bilan des connaissances et perspectives d'étude dans les Alpes françaises du Sud en particulier ..... | 23 |
| A.J. FRANCEZ. — Successions écologiques dans les tourbières : le peuplement de Rotifères du lac tourbière de Chambedaze (Puy-de-Dôme, France) .....                                                              | 31 |
| M. DANAIS. — Comparaison structurale de quatre phytocénoses de zone humide .....                                                                                                                                 | 39 |
| C. ALAUZET. — Dynamique des populations d'un ravageur des pins : <i>Pissodes notatus</i> F. (Col. Curculionidae). I. Mortalité préimaginale en l'absence de parasites .....                                      | 53 |
| Tribune : P. BLANDIN. — Évolution des écosystèmes et spéciation : Le rôle des cycles climatiques .....                                                                                                           | 59 |
| Résumés de thèses .....                                                                                                                                                                                          | 63 |
| Analyses d'ouvrages .....                                                                                                                                                                                        | 79 |
| Vie de la Société .....                                                                                                                                                                                          | 89 |

## CONTENTS

|                                                                                                                                                                                                   |    |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| G. LEMEE. — Closing dynamics by beech regeneration in gaps of natural forest (Biological reserves of Fontainebleau forest) .....                                                                  | 1  |
| M. DESIÈRE. — Ecology of coprophilous Coleoptera in pasture. II. The «brigades» of adult coprophilous beetles .....                                                                               | 13 |
| H. SANDOZ. — Bioclimatology of the European larch ( <i>Larix europaea</i> DC = <i>Larix decidua</i> Mill.) : state of knowledge and prospects of study especially in the southern French Alps ... | 23 |
| A.J. FRANCEZ. — Ecological successions in the peat-bog ecosystem : The Rotifer communities of the Chambedaze peat-bog lake (Puy-de-Dôme, France) .....                                            | 31 |
| M. DANAIS. — Structural comparison of four wetland plant communities .....                                                                                                                        | 39 |
| C. ALAUZET. — Population dynamics of a forest pest : <i>Pissodes notatus</i> F. (Coleoptera : Curculionidae). I. Non parasitic mortality of preimaginal stages .....                              | 53 |
| Tribune : B. BLANDIN. — Ecosystem evolution and speciation : the role of climatic cycles ...                                                                                                      | 59 |
| Summary of thesis .....                                                                                                                                                                           | 63 |
| Book review .....                                                                                                                                                                                 | 79 |
| Life of the society .....                                                                                                                                                                         | 89 |



SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE  
 Secrétariat Général  
 C/O Secrétariat «Faune Flore»  
 57 rue Guvier 75231 PARIS Cedex 02  
 Tél. 338.54.32

# DYNAMIQUE DE FERMETURE PAR RÉGÉNÉRATION ET ÉVOLUTION MORPHOMÉTRIQUE DU HÊTRE DANS LES VIDES D'UNE FORÊT NON EXPLOITÉE (Réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau)\*

par Georges LEMÉE

Laboratoire d'Écologie végétale  
Université de Paris-Sud — 91405 ORSAY

**MOTS-CLÉS :** *Fagus sylvatica* - Régénération naturelle - Réserves biologiques.

## RÉSUMÉ (Travail original)

La cicatrisation des vides d'une hêtraie naturelle en forêt de Fontainebleau est actuellement assurée par le hêtre dont les régénérations entrent pour la moitié environ dans la fermeture. Plusieurs phases sont reconnues : 1) une phase d'attente de la première implantation de semis, de durée variable ; 2) une phase d'établissement de jeunes hêtres isolés, dont la durée est liée à leur densité ; 3) une phase de compétition maximum après l'occupation complète de la surface disponible.

Les caractères morphologiques et la croissance des individus de ces populations ouvertes et fermées sont comparés, puis la structure et l'évolution des populations après fermeture sont décrites.

## INTRODUCTION

La structure du peuplement ligneux des forêts non aménagées pour l'exploitation est déterminée par la mortalité des arbres dominants. Les vides ainsi ouverts dans la canopée sont le siège d'une dynamique active de cicatrisation à laquelle contribuent inégalement les arbres périphériques par extension latérale de leurs couronnes, les tiges du sous-étage libérées de l'ombrage et des individus issus de graines postérieurement à l'ouverture. Les peuplements engendrés par cette dernière stratégie ont été décrits dans de nombreuses biocoenoses forestières ; ils proviennent en proportions variables des espèces tolérantes à l'ombrage qui préexistaient à l'ouverture et forment les stades terminaux d'évolution ainsi que d'espèces intolérantes absentes généralement de ces stades et qualifiées pour cette raison d'« opportunistes ». Les caractères biologiques ou « attributs vitaux » respectifs des espèces de ces deux groupes ont été décrits par divers auteurs, notamment GRUBB (1977), GRIME (1979), BORMANN et LIKENS (1979), NOBLE et SLATYER (1980), BAZZAZ (1983).

**KEY-WORDS :** *Fagus sylvatica* - Regeneration - Biological reserves.

## SUMMARY (Original scientific paper)

**Closing dynamics by beech regeneration in gaps of natural forest  
(Biological reserves of Fontainebleau forest)**

Gap recovery in a natural beechwood in Fontainebleau forest is ensured by beech only. The regeneration occur for one half in this closure. Several states are described : 1) a latent phase before the first seed-bed, variable in duration ; 2) a establishment phase of isolated seedlings which duration is related to plant density ; 3) a phase of maximum competition after the complete occupation of available area.

Morphological characteristics and growth of seedlings in open and closed populations are compared. A description of structural properties and evolution of completely closed populations is presented.

Dans la forêt feuillue boréale d'Amérique du Nord où *Fagus grandifolia* participe aux stades terminaux, ainsi que dans celle du Japon où *Fagus crenata* forme presque seul la canopée, des tiges de ces hêtres en attente dans le sous-étage auxquelles se joignent en nombre des espèces « opportunistes » assurent la fermeture très rapide des vides. Il n'en est pas de même pour la hêtraie non exploitée des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau où l'implantation d'arbres intolérants à l'ombrage étant exceptionnelle (LEMÉE, 1985), c'est le hêtre, essence la plus tolérante, qui assure presque seul la régénération dans les ouvertures de la canopée (FAILLE *et al.*, 1984). Les modalités de reconstitution d'un couvert fermé dans ce cas particulier d'une succession cyclique simple, non taxonomique, mais uniquement structurale, fait l'objet de la présente étude. Par ailleurs, l'évolution morphométrique d'arbres au cours de la phase de reconstitution de la forêt ayant fait l'objet de très peu d'observations, notre étude contribue à combler cette lacune.

\* (Reçu le 14 avril 1986, accepté le 20 juin 1986).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les parcelles qui constituent le cadre de cette étude sont les réserves biologiques intégrales de la Tillaie et du Gros-Fouteau, d'une surface respective de 35 et 25 ha, qui ont fait l'objet de recherches intensives dont les premiers résultats ont été réunis dans une publication collective (LEMÉE, 1978).

L'architecture individuelle et la structure des populations de hêtres diffèrent profondément selon que ceux-ci sont isolés ou occupent tout l'espace disponible; elles sont qualifiées respectivement d'ouvertes et de fermées.

1) Les individus des deux populations qui ont fait l'objet de mesures étaient répartis dans différentes clairières des deux réserves.

Les individus isolés gardant des branches vivantes jusque près de la base, le diamètre de l'axe a été mesuré pour tous les exemplaires à 15 cm au-dessus du collet. La largeur moyenne des couronnes a été évaluée par la mesure de deux axes perpendiculaires sur leur projection horizontale.

L'appareil foliaire a fait l'objet de mesures sur 10 individus isolés et sur 13 individus de populations fermées de taille et d'âge différents, en fin de période d'activité (août-septembre). La masse foliaire a été établie par récolte de l'ensemble du feuillage, puis séchage à 100°; la surface totale et la masse spécifique (rapport poids sec/surface) ont été évaluées par prélèvements sur 100 à 150 feuilles de disques de 2 cm de diamètre.

L'âge a été estimé par comptage des cernes près du collet des tiges abattues. Dans le cas, peu fréquent, de grosses tiges isolées dans des peuplements fermés plus jeunes, un prélèvement à la tarière a permis, après examen de l'évolution de la largeur des cernes, de s'assurer si celles-ci étaient antérieures ou postérieures à l'ouverture de la clairière. Les tiges coupées ont été utilisées pour l'établissement de la biomasse et de sa répartition entre tronc, branches et feuilles.

2) Les peuplements fermés ont été analysés sur 11 surfaces rectangulaires de 12 m<sup>2</sup>: la densité des tiges vivantes et mortes ainsi que la hauteur totale et le diamètre à 15 cm ont fait l'objet de mesures. L'indice de surface foliaire, les biomasses ligneuse et foliaire ont été déduits de leurs corrélations avec le diamètre du tronc à 15 cm.

Sur quatre de ces surfaces, un abattage complet a permis de reconstituer la part et l'âge des régénérations successives représentées. Sur deux de celles-ci, un profil et un plan architecturaux ont été établis pour préciser l'occupation de l'espace aérien et l'indice de surface des couronnes.

## RÉSULTATS

Les observations concernent le niveau de l'individu, celui de la population et celui des réserves dans leur globalité.

### I — LES INDIVIDUS : MORPHOLOGIE ET CROISSANCE

La morphologie des jeunes hêtres se modifie fortement lorsqu'ils passent du stade d'individus isolés à celui de peuplement fermé. La modification la plus importante concerne l'élagage, qui augmente avec la taille, bien que moins rapidement que celle-ci (Fig. 1). L'extension verticale du houp-

pier augmente donc avec la hauteur de l'arbre.

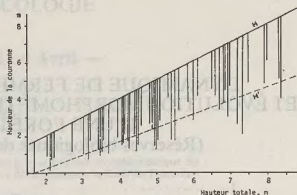


FIG. 1. — Hauteur de la plus basse branche vivante  $H'$  de tiges de hauteur totale  $H$  dans les jeunes populations fermées de hêtres.

### Relations dimensionnelles de l'appareil ligneux

La relation entre la hauteur totale  $H$  et le diamètre  $D$  de la tige à 15 cm (Fig. 2) peut être ajustée à une fonction puissance pour les hêtres isolés :

$$H = 1,077 D^{0,89} \quad (r = 0,88)$$

Il en est de même pour les hêtres en peuplements fermés :

$$H = 0,61 (D-5)^{0,65} \quad (r = 0,905)$$

où  $H$  est exprimé en mètres et  $D$  en cm.

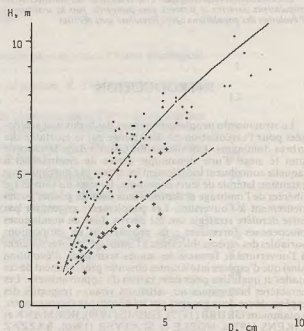


FIG. 2. — Relation entre la hauteur  $H$  et le diamètre  $D$  à 15 cm dans les populations de hêtres ouvertes (+, - - -) et fermées (., —).

Le rapport H/D est plus élevé dans les peuplements fermés, comme il est d'observation générale. Le fait que la courbe ne rejoigne pas l'origine des axes semble dû à ce que ces peuplements étaient initialement ouverts, avec un rapport H/D plus bas.

Les rapports entre la hauteur totale ou le diamètre à 15 cm de la tige avec la largeur moyenne de la projection horizontale de la couronne, LC, sont, dans le cas d'individus isolés, assimilables à des relations linéaires avec les rapports suivants :

$$\begin{aligned} H/LC &= 1,49 \pm 0,08 \\ 100 D/LC &= 1,50 \pm 0,11 \end{aligned}$$

Chez les individus en peuplements fermés, les valeurs sont beaucoup plus dispersées, avec un rapport D/LC moins élevé (Fig. 3). On sait que la surface de la couronne est la plus grande, pour un arbre de tronc de même diamètre, lorsque celui-ci est isolé : c'est la surface de couronne maximum, «maximum crown area» ou MCA selon KRAJICEK *et al.* (1961) qui ont proposé comme mesure du degré de compétition le rapport de la somme des MCA des arbres du peuplement à leur projection de cime réelle ; ce rapport, qu'ils ont appelé «crown competition factor» ou CCF, est d'autant plus élevé que la compétition est plus forte. Dans le cas présent de populations non équiennes, où la concurrence est très différente entre individus voisins et où la surface des couronnes réunies est plus du double de celle du terrain recouvert, ce facteur de compétition ne peut être appliqué.

### Caractères de l'appareil foliaire

Le rapport masse sèche/surface de l'ensemble des feuilles d'un hêtre isolé est plus élevé que celui d'un hêtre enfermé dans un peuplement clos. Ce rapport, nommé masse surfacique ou poids spécifique, exprimé en grammes de matière sèche par dm<sup>2</sup>, est de 0,422 ± 0,03 pour les premiers et de 0,334 ± 0,025 pour les seconds. Dans la réserve de la Tillaie, PONTAILLER (1979) avait trouvé pour de jeunes hêtres isolés en clairière une valeur semblable, de 0,43, intermédiaire entre celle de hêtres isolés sur parcelle déboisée (0,64) et sous futaie fermée (0,24).

Ces valeurs globales varient selon les individus dans le cas des populations fermées, les couronnes dominantes montrant un rapport moyen de 0,4 tandis que celui-ci s'abaisse à moins de 0,3 pour les couronnes entièrement enfermées.

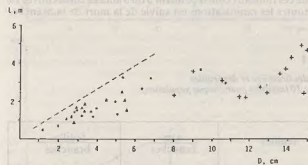


FIG. 3. — Relation entre la largeur moyenne des couronnes L et le diamètre de la tige D à 15 cm dans quatre populations fermées représentées chacune par un symbole différent (+ : gaulis âgé). La droite en tirets représente cette relation pour les individus isolés.

Il existe en fait une importante variation pour un même individu selon la position des feuilles : sur les rameaux «d'exploration» de la partie supérieure d'une couronne de hêtre isolé, nous avons relevé un poids spécifique de 0,55 contre seulement 0,345 sur les rameaux «d'exploitation» de l'intérieur de la couronne. Dans le cas de hêtres de futaie, les différences sont plus accentuées : VANSEVEREN et AMBROES (1971) ont établi un rapport de 0,685 pour le sommet des houppiers et de 0,41 pour leur base ; AUSSENAC et DUCREY (1977) ont trouvé respectivement 1,02 et 0,35.

Les relations sont étroites entre le développement de l'appareil foliaire et sa charpente ligneuse. La surface de feuilles SF et son poids sec PF sont reliés au diamètre de l'axe selon une fonction puissance et à sa surface terrière G (à 15 cm) selon une fonction linéaire. Cette dernière est représentée par les formules suivantes pour les individus isolés :

$$\begin{aligned} SF &= 40,22G - 4,59 & (r &= 0,976) \\ PF &= 18,15G - 7,07 & (r &= 0,98) \end{aligned}$$

et pour les individus groupés en peuplements fermés :

$$\begin{aligned} SF &= 51,2G - 42,3 & (r &= 0,97) \\ PF &= 19,15G - 22,5 & (r &= 0,96) \end{aligned}$$

SF est exprimé en dm<sup>2</sup>, PF en grammes, G en cm<sup>2</sup>.

La figure 4 représente ces droites de régression relatives à la surface foliaire. Les valeurs sont peu différentes pour les deux populations de hêtres.

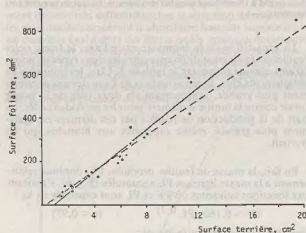


FIG. 4. — Relation entre la surface foliaire et la surface terrière à 15 cm du sol dans les jeunes populations ouvertes (○, —) et fermées (●, - - -).

### La biomasse et sa répartition

Il s'agit de la biomasse aérienne vivante. La relation entre la masse ligneuse totale PL, en kg, et le diamètre de l'axe à 15 cm D, en mm, répond pour les individus isolés à l'équation suivante :

$$PL = 0,0393D^{2,64} \quad (r = 0,995)$$

et pour les individus en peuplements fermés :

$$PL = 0,047D^{2,92} \quad (r = 0,995)$$

Ainsi l'équation de MEYER (1949), généralement utilisée pour les tarifs de cubage s'applique-t-elle à la biomasse de ces jeunes populations. La figure 5 représente ces fonctions sous

forme de régressions linéaires en coordonnées bi-logarithmiques. A diamètre égal, la masse ligneuse est sensiblement plus grande chez les hêtres en populations fermées.

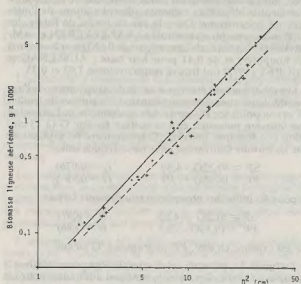


FIG. 5. — Relation entre la biomasse ligneuse aérienne et le diamètre de la tige  $D^2$  à 15 cm des jeunes hêtres isolés (+, ---) et en populations fermées (—, —).

La répartition de la biomasse entre l'axe, le tronc et les feuilles est également différente entre les deux types de populations comme le montre le tableau 1. Chez les individus en peuplements clos, la participation de l'axe devient sensiblement plus grande, représentant les deux tiers de la masse totale contre la moitié seulement pour les individus isolés. La part de la production de feuilles par ces derniers est également plus grande, même rapportée aux branches qui les portent.

En fait, la masse de feuilles produite, PF, diminue relativement à la masse ligneuse PL accumulée (Fig. 6), s'ajustant aux fonctions suivantes où PF et PL sont exprimés en kg :

$$PF = 0,160 \text{ PL } 0,71 \quad (r = 0,97)$$

pour les populations ouvertes, et :

$$PF = 0,1023 \text{ PL } 0,788 \quad (r = 0,95)$$

pour les populations fermées.

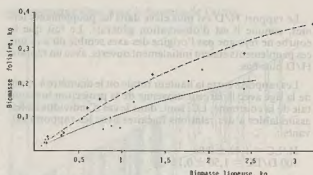


FIG. 6. — Relation entre la biomasse foliaire et la biomasse ligneuse aérienne de hêtres isolés (+, ---) et en populations fermées (—, —).

### La croissance

L'allongement annuel de l'axe, mesuré pour les trois dernières années, est en augmentation significative pour les hêtres isolés ainsi que celui des rameaux dits « d'exploration » dans la zone la plus large de la couronne (Tableau 2). Bien que ce dernier soit peu inférieur à celui de l'axe, l'obliquité de ces rameaux maintient un rapport identique entre hauteur totale et largeur de la couronne.

En populations fermées, les hêtres dominants maintiennent une croissance en hauteur semblable à celle des individus isolés. Par contre, les branches de la partie la plus large de la couronne réduisent leur accroissement annuel avec apparition de rameaux courts, transitoire ou définitive (non prise en compte dans le tableau 2). Leur orientation étant presque verticale, l'accroissement latéral de la couronne reste très faible dans sa partie la plus large ; les rameaux situés plus haut, qui bénéficient de plus de lumière, maintiennent une bonne croissance et participent, en même temps que l'élagage des branches basses, à la montée du dôme foliaire.

Pour les tiges enfermées sous la voûte, la formation de rameaux longs se poursuit, mais avec des valeurs très inférieures aux précédentes (Tableau 2) et vont en diminuant, avec une transformation partielle en rameaux courts. Chez les hêtres dominants aussi bien que dominés, la production de ces rameaux courts pendant 5 ou 6 années consécutives sur toutes les ramifications est suivie de la mort de la branche.

TABLEAU 1

Répartition de la biomasse du tronc, des branches et des feuilles en % de la biomasse aérienne totale (moyenne de 10 individus pour chaque population)

|                              | axe       | branches  | feuilles  | $\frac{\text{axe}}{\text{branches}}$ | $\frac{\text{feuilles}}{\text{branches}}$ |
|------------------------------|-----------|-----------|-----------|--------------------------------------|-------------------------------------------|
| Hêtres isolés                | 52,7±3,17 | 32,5±2,77 | 14,8±2,54 | 1,62                                 | 0,455                                     |
| Hêtres en peuplements fermés | 67,5±5,76 | 23,1±4,06 | 9,4±1,57  | 2,92                                 | 0,407                                     |

TABLEAU 2

Allongement annuel de l'axe et des rameaux longs de hêtres isolés et en populations fermées, en cm (entre parenthèses, nombre de mesures)

|                                | axes              |                   |                  | rameaux longs     |                  |                   |
|--------------------------------|-------------------|-------------------|------------------|-------------------|------------------|-------------------|
|                                | n (1)             | n-1               | n-2              | n (1)             | n-1              | n-2               |
| Hêtres isolés                  | 36,0±2,55<br>(40) | 27,4±2,3<br>(40)  | 25,4±2,1<br>(40) | 27,5±2,15<br>(36) | 26,1±2,3<br>(36) | 24,0±2,18<br>(36) |
| Populations fermées dominantes | 34,4±2,92<br>(22) | 27,1±2,46<br>(22) | 24,7±1,6<br>(22) | 23,3±1,56<br>(28) | 26,2±2,1<br>(30) | 31,4±2,35<br>(30) |
| dominés                        | 11,5±1,78<br>(20) | 15,0±1,9<br>(20)  | 20,5±2,4<br>(19) | 12,3±1,68<br>(20) | 20,0±2,4<br>(22) | 20,5±2,32<br>(22) |

(1) L'année n est la fin de 1982 ou de 1983 pour chaque ensemble de mesures.

Les relations des caractères dimensionnels et pondéraux avec l'âge constituent une approche intégrée de la dynamique de croissance. Les hêtres isolés sont, au moins jusqu'à 22 ans, âge minimum observé, dans leur phase d'accélération de la croissance, comme le montre la figure 7 pour la hauteur totale et le diamètre du tronc à 15 cm. Les équations sont les suivantes :

$$H = 0,049x^{1,503} \quad (r = 0,904)$$

$$D = 0,062x^{1,414} \quad (r = 0,988)$$

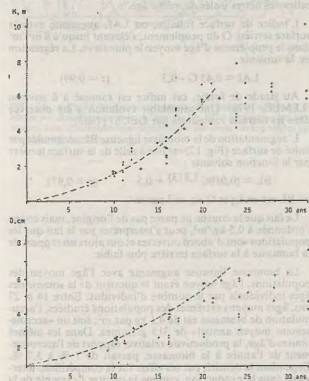


FIG. 7. — Relation entre la hauteur H et le diamètre D de l'axe avec l'âge de hêtres isolés (+, ---) et en peuplements fermés (.).

où H est en mètres et D en cm, x étant l'âge en années.

Ces formules indiquent que la croissance annuelle en hauteur passe de 23 cm à 36 cm entre 10 et 22 ans, celle du diamètre de 2,2 à 3,1 mm.

Lorsque le peuplement est fermé, la vitesse d'accroissement devient très différente selon la situation des individus : les dominants acquièrent d'abord une hauteur supérieure et un diamètre égal à ceux des hêtres isolés, mais qui deviennent inférieurs par ralentissement sous l'effet de la concurrence croissante ; les individus dominés peuvent n'atteindre, à âge égal, qu'une hauteur deux fois moindre et un diamètre trois fois moindre que les dominants, croissance aux limites de la survie sous la pression de la compétition.

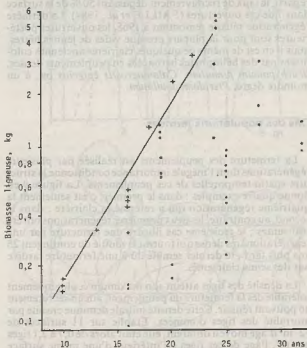


FIG. 8. — Relation de la biomasse ligneuse aérienne avec l'âge de jeunes hêtres isolés (+, —) et en peuplement fermé peu dense (1,17 tiges/m²) (○) ou très dense (2 tiges/m²) (.).

L'augmentation de biomasse ligneuse s'ajuste le mieux à une fonction exponentielle pour les hêtres isolés :

$$PL = 17,6e^{0,23x} \quad (r = 0,98)$$

où  $x$  est l'âge en années et PL la biomasse en grammes (Fig. 8).

Pour les individus en groupes fermés, la dispersion est très grande et les valeurs différentes d'un peuplement à un autre, comme le montre la figure 8 où dans un peuplement peu dense (1,17 tiges par  $m^2$ ) la biomasse ligneuse des tiges dominantes est demeurée identique à celle des individus isolés de même âge malgré une plus faible surface de couronnes, alors que dans un peuplement beaucoup plus dense (2 tiges par  $m^2$ ) les dominants n'ont acquis qu'une biomasse 4 à 5 fois plus faible.

Il en est de même de la masse foliaire PF, très dispersée chez les hêtres en peuplements fermés où elle n'atteint à âge égal celle des hêtres isolés que pour les couronnes dominantes peu denses. Les relations suivantes, en grammes, ont été calculées pour les hêtres isolés :

$$PF = 0,081x^{2,67} \quad (r = 0,96)$$

et pour les hêtres en groupes fermés :

$$PF = 0,067x^{2,53} \quad (r = 0,866)$$

## II — STRUCTURE DES POPULATIONS

### Cas des populations ouvertes

Le recensement des vides en 1980-81 a mis en évidence une densité et un recouvrement très variables des individus établis postérieurement à l'ouverture. Ils sont présents dans 178 des 222 ouvertures observées, soit 80 % de celles-ci, avec un contingent total d'environ 2.000 tiges très inégalement réparti, le taux de recouvrement dépassant 50 % de la surface dans 7 de ces ouvertures (FAILLE *et al.*, 1984). La dernière régénération réussie remontant à 1968, les ouvertures postérieures sont pour la plupart presque vides de jeunes hêtres, mais il en est de même de quelques clairières anciennes colonisées par des héliophytes herbacées en peuplements denses, *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis epigeios* ou, à un moindre degré, *Pteridium aquilinum*.

### Cas des populations fermées

La fermeture des peuplements est réalisée par plusieurs régénérations dont l'inégale importance conditionne la structure spatio-temporelle de ces peuplements. La figure 9 en donne quatre exemples : dans le premier, c'est seulement la quatrième régénération qui a refermé la clairière ; dans le second, au contraire, les deux premières régénérations ont été suffisantes ; le troisième cas illustre une fermeture par une régénération très dense qui fournit la moitié du contingent 25 ans plus tard ; le dernier semble dû à une fermeture tardive par des semis clairsemés.

La densité des tiges atteint son maximum écologiquement tolérable dès la fermeture du peuplement, aucun recrutement ne pouvant réussir. Cette densité initiale diminue ensuite par mortalité des tiges dominées. Établie sur 11 surfaces de 12  $m^2$  d'âge moyen différent, elle était alors de 0,7 à 2,1 tiges par  $m^2$ , l'âge de ces tiges à l'intérieur d'une même surface s'étalant sur une période de 10 à 17 ans. La quantité de tiges mortes observables sur pied et au sol représentait en moyenne 25 % des tiges vivantes.

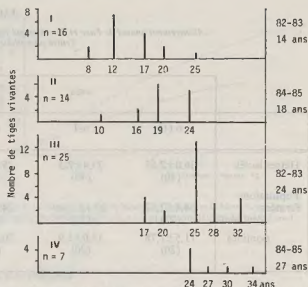


FIG. 9. — Effectifs des classes d'âge représentées dans 4 peuplements fermés de 13  $m^2$  (n : effectif total vivant). À droite, année de la mesure (période de repos hivernal) et âge moyen.

L'étagement des couronnes est montré sur des transects verticaux, figures 10 et 11, établis dans deux peuplements de densité et d'âge moyen différents. La projection horizontale des couronnes met en évidence des recouvrements importants : leur indice de surface est respectivement de 2,2 et 2,4. Cette superposition compense au moins partiellement la faible surface de projection des couronnes comparativement à celles des hêtres isolés de même âge.

L'indice de surface foliaire, ou LAI, augmente avec la surface terrière G du peuplement, s'élevant jusqu'à 8  $m^2/m^2$  dans le peuplement d'âge moyen le plus élevé. La régression est la suivante :

$$LAI = 0,45 G - 0,3 \quad (r = 0,99)$$

Au stade de futaie, cet indice est ramené à 6 environ (LEMÉE, 1978). Une semblable évolution a été observée dans les hêtraies roumaines par DECEI (1983).

L'augmentation de la biomasse ligneuse BL accumulée par unité de surface (Fig. 12) est liée à celle de la surface terrière par la fonction suivante :

$$BL = (0,019G^{1,813}) + 0,5 \quad (r = 0,97)$$

où BL est en kg et G en  $cm^2$  par  $m^2$ .

Le fait que la courbe ne parte pas de l'origine, mais coupe l'ordonnée à 0,5 kg/ $m^2$ , peut s'interpréter par le fait que les populations sont d'abord ouvertes et ont alors un rapport de la biomasse à la surface terrière plus faible.

La biomasse ligneuse augmente avec l'âge moyen des populations, l'âge moyen étant le quotient de la somme des âges individuels par le nombre d'individus. Entre 14 et 27 ans, âges moyens extrêmes des populations étudiées, l'accumulation de biomasse est de 4,1 kg par  $m^2$ , soit un « accroissement moyen annuel » de 315 grammes. Dans les mêmes limites d'âge, la productivité relative, rapport de l'accroissement de l'année à la biomasse, passait de 7 % à 3,7 %. Cependant la densité, par ses effets sur la compétition, intervient dans la production, comme le montre l'exemple de la figure 12 où une population d'âge moyen plus élevé, mais où la densité des tiges est double de celle d'une autre, a produit une biomasse ligneuse plus faible.

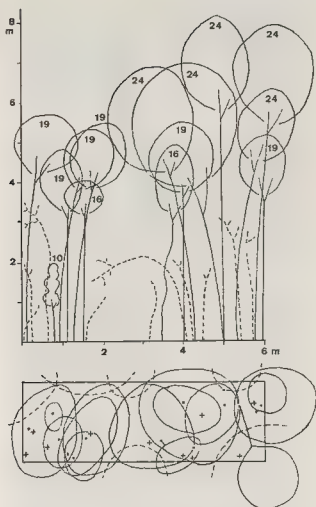


FIG. 10. — Profil et plan structuraux d'un jeune peuplement de hêtres en clairière refermée. L'âge en fin 1984 figure sur les couronnes. Les tiges mortes sont figurées par des tirets sur le profil et par des croix sur le plan.

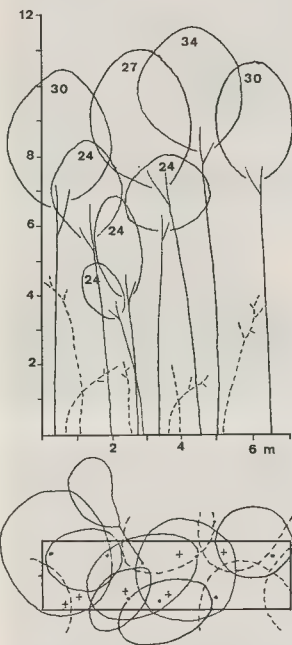


FIG. 11. — Profil et plan d'un peuplement plus âgé que celui de la fig. 10 (fin 1984).

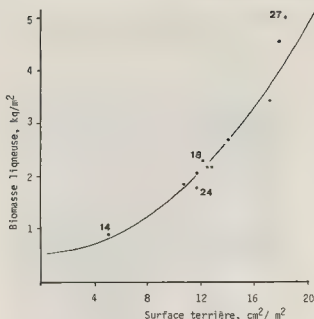


FIG. 12. — Relation entre la biomasse ligneuse aérienne et la surface terrière de jeunes peuplements fermés de hêtres (l'âge moyen de 4 peuplements figure sur le graphique).

### III — FERMETURE DES CLAIRIÈRES PAR RÉGÉNÉRATION

La fermeture des clairières par les régénérations du hêtre n'est pas homogène. Ses fruits lourds tombent pour la plupart sous les couronnes et sur leurs bordures alors que la partie centrale des vides en reçoit d'autant moins qu'ils sont plus grands (FAILLE *et al.*, 1984). L'établissement des jeunes peuplements reflète ces différences de dispersion : plus denses sur les bordures, ils s'y referment plus rapidement. Les petits vides demeurant à l'intérieur des peuplements fermés sont obturés par une courbure trophique des tiges périphériques sous l'effet de l'anisotropie du rayonnement ; le transect figure 10 en donne un exemple.

Les jeunes peuplements s'étendent sous les couronnes des arbres jusqu'à une distance où l'éclairement reste assez élevé. Il en résulte que les arbres en bordure des clairières, plus exposés aux chutes par coups de vent, libèrent de jeunes peuplements qui maintiennent la fermeture du couvert ou l'assureront rapidement par l'accélération de leur croissance (FAILLE *et al.*, 1984).

Au niveau des unités parcellaires, la part qu'ont pris les peuplements postérieurs aux ouvertures dans leur résorption n'a pas été évaluée de façon précise lors de l'inventaire de 1980-81. La réduction des surfaces ouvertes est en effet imputable à deux autres stratégies : l'extension des couronnes d'arbres sur les bordures et celle de tiges du sous-étage libérées au moment de l'ouverture (FAILLE *et al.*, 1984). La figure 13 illustre ces trois mécanismes de résorption d'une clairière entre 2 et 15 ans après son ouverture : elle s'est réduite de 180 m<sup>2</sup> à 25 en 13 ans. Cependant les cartographies de la structure du peuplement ligneux réalisées par BÉDENEAU à la Tillaie (*in* BOUCHON *et al.*, 1973) en 1968 et au Gros-Fouteau en 1971 ont distingué dans la phase de clairières celles qui étaient en voie de fermeture par des jeunes hêtres ; ces surfaces représentaient 1,91 ha, soit 66 % de celles

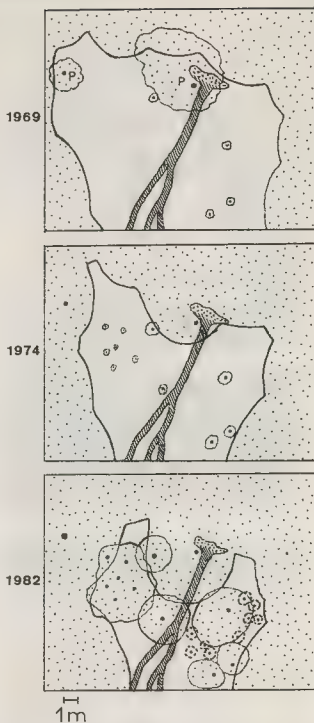


FIG. 13. — Évolution d'une clairière ouverte par chablis en 1967. Fermeture par accroissement latéral des couronnes périphériques, développement de jeunes tiges P préexistant à l'ouverture et établissement de 3 régénérations successives (d'après FAILLE *et al.*, 1984b).

des clairières de la Tillaie, et 0,3 ha, soit 20 % de celle des clairières du Gros-Fouteau. Les surfaces refermées en 1980-81 étant de 2,95 ha à la Tillaie et de 0,65 ha au Gros-Fouteau, les régénérations auraient contribué à cette fermeture pour les deux tiers à la Tillaie en 13 ans et pour la moitié au Gros-Fouteau en 10 ans.

## DISCUSSION

Les réserves biologiques de la Tillaie et du Gros-Fouteau portant un peuplement de hêtres fortement dominant dans toutes les classes d'âge, c'est cette essence qui assure presque seule la cicatrisation des vides ouverts par mort d'arbres. Les trois stratégies de fermeture, élargissement des couronnes des arbres de la canopée, libération de tiges réprimées, régénération par semis, ont une part très inégale selon les vides ; dans les cas d'ouvertures de surface supérieure à une centaine de m<sup>2</sup> et sans arbustes, la régénération prend une part prépondérante ; elle a participé pour la moitié aux surfaces refermées dans les deux réserves en 10 ans, entre 1970 et 1980.

L'établissement du hêtre par régénération est un processus très irrégulier dans le temps comme dans l'espace. Bien que les bonnes faînées soient fréquentes, le nombre d'individus survivant après quelques années est faible et la phase d'attente entre l'ouverture et l'installation durable des premiers semis est de durée variable. La plus grande densité de survivants d'une même faînée que nous ayons observée dans des peuplements fermés est de un par m<sup>2</sup> (Fig. 9) ; en supposant que ce soit la seule régénération présente, la fermeture serait alors réalisée en moins de 10 ans. Mais la densité est presque toujours plus faible et plusieurs régénérations étalées sur une quinzaine d'années participent à la fermeture. Cette phase d'établissement, définie comme la durée nécessaire à la fermeture par les couronnes, est donc de durée très variable. Elle est le plus rapide dans les petites clairières et sur les bords des plus grandes, où la densité de chute des faînes au sol est la plus élevée.

La phase de compétition généralisée commence lorsque la surface est entièrement couverte, mais la compétition intraspécifique apparaît localement bien avant que l'espace disponible soit entièrement occupé du fait de la répartition irrégulière des individus. Les différences dans la morphologie et les paramètres dimensionnels d'arbres isolés et d'arbres en peuplements fermés ont été souvent décrites (voir par ex. JACQUOT, 1970). Le cas présent est conforme à ce schéma.

Les individus isolés jeunes ont une croissance presque isotrope : la largeur de la couronne augmente proportionnellement au diamètre et à la hauteur de l'axe ; le profil se modifie cependant à partir d'une vingtaine d'années lorsque, l'auto-ombrage augmentant, la base du tronc se dégage par la mort des plus anciennes branches. La surface et la masse foliaires augmentent proportionnellement à la surface terrière (Fig. 4), ce qui traduit une charge de feuilles croissant comme la surface de tissus conducteurs actifs à la base du tronc. La masse des branches et rameaux s'élève à 75 % de celle de l'axe, traduisant un réseau important d'alimentation de la phyllosphère. Cependant cette masse foliaire augmente un peu moins vite que la biomasse ligneuse (Fig. 6), ce qui indique un accroissement de l'efficacité photosynthétique par auto-ombrage.

Lorsque l'espace latéral est entièrement colonisé, la compétition joue un rôle déterminant sur l'orientation de la croissance dans le sens d'une utilisation optimale de l'énergie incidente : croissance privilégiant l'allongement de la tige aux dépens de son épaississement ; orientation des branches proche de la verticale ; élimination des branches inférieures qui ne forment plus que des rameaux courts et dont la pro-

ductivité photosynthétique nette devient nulle ; proportion plus élevée des feuilles dites d'ombre qui, développant leur surface aux dépens de leur épaisseur et prenant une position horizontale, captent le maximum de rayonnement diffus.

Ces modifications permettent aux tiges qui ont accès à la voûte de maintenir une production ligneuse élevée ; à âge égal, celle-ci peut se maintenir très proche de celle des individus isolés (Fig. 8) bien que leurs couronnes soient plus étroites et que leur production foliaire soit plus faible (Fig. 6), ce qui indique une productivité photosynthétique supérieure à celle des individus isolés.

Les tiges qui ont été enfermées sous les couronnes des tiges dominantes ne produisent que des feuilles à masse surfacique faible, à laquelle la capacité photosynthétique par unité de surface est proportionnelle selon DUCREY (1981) et dont la production photosynthétique est par ailleurs réduite par le faible éclaircissement reçu (SCHULZE, 1970). Dans ces conditions la perte de vigueur est importante ; elle se traduit par un faible allongement de l'axe et des rameaux d'exploration (Tableau II) et par la généralisation des feuilles d'ombre ; la courbure de la cime, l'arrêt d'un accroissement mesurable du diamètre du tronc, l'envahissement de l'écorce par le *Nectria*, champignon parasite de faiblesse, sont les symptômes de la phase subtile. A âge égal, la hauteur et le diamètre de l'axe sont alors inférieurs à la moitié de ceux des individus dominants, la biomasse accumulée inférieure au dixième (Fig. 7 et 8). Ces caractères, joints à l'indice foliaire du peuplement qui atteint 8 et à son indice de couronne supérieur à 2, confirment la grande résistance du hêtre jeune à l'ombrage.

Outre la concurrence pour l'énergie photosynthétique active, une compétition pour l'alimentation en eau intervient en cas de sécheresse prolongée : les feuilles des sujets les plus faibles atteignent le stade de fanaison, et si une sécheresse intervient tôt après la feuillaison, l'arrêt de formation du bois accélère la mortalité, comme nous l'avons constaté après 1976, année exceptionnellement sèche, dans des gaulis dont nous suivions l'évolution.

La densité des peuplements diminue ainsi rapidement après leur fermeture : des quatre ou cinq régénérations qui ont contribué à leur édification, ce sont les dernières qui disparaissent d'abord. En même temps la nécromasse s'accroît par l'augmentation de biomasse foliaire et par les branches et tiges mortes. Ainsi se reconstitue le compartiment organique caractéristique de la surface du sol de la hêtraie après les modifications subies en phase de clairière ouverte (FAILLE, 1975 a et b).

On dispose de peu de données quantitatives sur la dynamique de croissance d'arbres passant de l'état de populations ouvertes à celui de populations fermées. Une étude de MITCHELL (1975) sur une plantation de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) montre que la fermeture s'accompagne de modifications semblables à celles que nous décrivons sur le hêtre. L'auteur détermine le degré de compétition par le rapport du volume foliaire observé au volume maximum qui est celui d'arbres en découverte ; une compétition modérée ne modifie pas la croissance en hauteur, mais réduit l'augmentation de surface terrière ; la production ligneuse rapportée au volume foliaire, représentant l'efficacité photosynthétique de la couronne, est augmentée ; mais les tiges dominées peuvent survivre avec une croissance plus faible encore que celle du hêtre.

Au niveau des peuplements, nos observations sont à rapprocher de celles de PARDE et VENET (1981) qui, décrivant la régénération naturelle de hêtraies en futaie régulière dans l'est de la France, soulignent leur variabilité quant à l'âge, échelonné sur une quinzaine d'années, la répartition en taches de surface variable et la densité qui peut y atteindre 6 à 10 sujets au m<sup>2</sup> au bout de 6 ans pour tomber à 0,8-0,9 vers 30

ans, dont la moitié sont dominés; une chute importante entre 6 et 10 ans révèle une mortalité très élevée, les sujets survivants portant leur hauteur moyenne de 0,5 à 2 mètres dans le même temps. Cette description s'applique au cas, exceptionnel à Fontainebleau, des taches de régénération les plus denses. Les mêmes auteurs soulignent qu'une mise en lumière prématurée du sol, avant l'installation d'un ensemencement de hêtres caractérisé, conduit souvent à des régénérations à base de frêne et d'héliophytes. Dans nos réserves, une telle évolution est tout à fait exceptionnelle et localisée (LEMÉE, 1985); la structure en mosaïque d'âges multiples, où les ouvertures sont de faible surface, est favorable au renouvellement par régénération du hêtre.

Les nombreuses études sur la dynamique évolutive des forêts de feuillus nord-américaines permettent leur comparaison avec les réserves de Fontainebleau. Deux différences importantes apparaissent: l'une, d'origine exogène, est la formation de larges ouvertures causées par des ouragans ou des feux; l'autre, de nature endogène, est la richesse taxonomique et la diversité biologiques plus grande du peuplement ligneux. Dans les forêts âgées, les petites ouvertures sont refermées par des espèces tolérantes à l'ombrage formant un sous-étage, telles que *Fagus grandifolia* et *Acer saccharum* (BRAY, 1956; BREWER et MERRITT, 1978; HARCOMBE et MARKS, 1978; RUNKLE, 1981) ou *Tsuga canadensis*, *Acer rubrum* et *Betula lenta* (OLIVER et STEPHENS, 1977). Lorsque les vides sont de grandes clairières ou des trouées, les espèces «opportunistes», nombreuses en Amérique du Nord, s'établissent massivement; ce sont essentiellement des *Prunus*, *Betula*, *Populus*, dont les moyens de dissémination et la croissance rapide assurent une fermeture très rapide des vides. La localité classique de Hubbard Brooks, dans le New Hampshire, a fait l'objet d'études approfondies après coupe totale d'un peuplement de *Fagus grandifolia* et *Acer saccharum* (BORMANN et LIKENS, 1979): en même temps que ces deux espèces sont apparues dès après la coupe des espèces intolérantes à l'ombrage dont le *Prunus pensylvanica* qui devient dominant après cinq ans, atteignant alors 6 m, les autres espèces 3 à 4 m; l'accumulation annuelle de biomasse est de 500 g/m<sup>2</sup> après deux ans seulement. De même, en Caroline du Nord, la production primaire nette était de 200 g/m<sup>2</sup> dès la première année après une coupe, soit 22 % de celle de la forêt non coupée (BORING et al., 1981).

Des études récentes sur la dynamique de la hêtraie climacique japonaise à *Fagus crenata*, espèce très proche de notre *Fagus sylvatica* (NAKASHIZUKA, 1983, 1984), montrent également que les ouvertures y sont rapidement refermées par un sous-étage préexistant de ce hêtre auquel se joignent postérieurement diverses espèces intolérantes à l'ombrage mêlées à des semis de *Fagus crenata*. La densité et l'étalement des âges du hêtre y sont supérieurs à ceux que nous avons observés, mais leur croissance est plus lente. Ce processus peut être bloqué par un bambou nain, *Sasa palmata*, inhibiteur des germinations, qui joue le même rôle que les Graminées sociales dans les réserves de Fontainebleau (NAKASHIZUKA et NUMATA, 1982; PETERS, 1985).

Les phases de reconstitution du peuplement forestier que nous avons décrites peuvent être comparées aux stades distingués par OLIVER (1980-81) également au moyen de critères structuraux bien que ceux-ci s'appliquent à l'évolution après des perturbations sévères. Le «stade d'initiation», au cours duquel la surface se reforme, est l'équivalent exact de notre phase d'établissement; au «stade d'exclusion des tiges», caractérisé par l'absence de nouvelles implantations en même temps que par une mortalité élevée, appartient notre phase de compétition qui, dans notre hêtraie, se prolonge en fait jusqu'à l'âge de futaie alors que dans le modèle de OLIVER, la canopée étant constituée d'espèces de lumière, à l'ombrage léger, des espèces d'ombre s'implantent

très tôt, ouvrant un «stade de réinitiation du sous-étage». Dans un tel cycle, la surface n'est jamais libre d'espèces ligneuses, ce qui constitue une différence importante avec les hêtraies non exploitées des plaines d'Europe occidentale. WATT (1925, 1947) avait de même reconnu la réinstallation directe du hêtre dans les cas de petites ouvertures des hêtraies du sud de l'Angleterre, et une succession où intervient le frêne, le bouleau ou le chêne selon les sols dans les cas de plus grands vides.

Les réserves biologiques de Fontainebleau illustrent le cas extrême d'une hêtraie naturelle où, les ouvertures n'intéressant généralement que de petites surfaces, la succession cyclique est assurée par la même espèce. Elle peut être qualifiée, selon l'expression proposée par SPURR et BARNES (1980), d'«autogénique» par opposition aux successions «allogéniques».

## BIBLIOGRAPHIE

- AUSSENAC (G.), DUCREY (M.), 1977. — Étude biochimique d'une futaie feuillue (*Fagus sylvatica* et *Quercus sessiliflora*) de l'Est de la France. I. Analyse des profils microclimatiques et des caractéristiques anatomiques et morphologiques de l'appareil foliaire. *Ann. Sci. for.*, 34, 265-284.
- BAZZAZ (F. A.), 1983. — Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystems. In: MOONEY H. A. & GORDON M. ed., *Disturbance and Ecosystems*, Ecol. Studies 44, Springer-Verlag Berlin, 259-275.
- BORING (L. R.), MARK (C. D.), SWANK (W. T.), 1981. — Early regeneration of a clear-cut southern appalachian forest. *Ecology*, 62, 1244-1253.
- BORMANN (F. H.), LIKENS (G. E.), 1979. — *Pattern and process in a forested ecosystem* Springer-Verlag, New-York, 253 p.
- BOUCHON (J.), FAILLE (A.), LEMÉE (G.), ROBIN (A. M.), SCHMITT (A.), 1973. — *Cartes et notes des sols, du peuplement forestier et des groupements végétaux de la réserve biologique de la Tillais en forêt de Fontainebleau*. Ed. Labor. d'Ecologie végétale Univ. Paris-Sud, Orsay, 10 p.
- BRAY (J. R.), 1956. — Gap phase replacement in a maple-basswood forest. *Ecology*, 37, 598-600.
- BREWER (K.), MERRITT (P. G.), 1978. — Wind throw and tree replacement in a climax beech-maple forest. *Oikos*, 30, 149-152.
- DECEI (J.), 1983. — Étude de la phytomasse du feuillage dans les peuplements de *Fagus sylvatica* L. Colloques de l'INRA, n° 19: Mesure des biomasses et des accroissements forestiers, Ed. INRA Paris, 301-309.
- DUCREY (M.), 1981. — Étude biochimique d'une futaie feuillue (*Fagus sylvatica* et *Quercus sessiliflora*) de l'Est de la France. III. Potentialités photosynthétiques des feuilles à différentes hauteurs dans le peuplement. *Ann. Sci. Forest.*, 38, 71-86.
- FAILLE (A.), 1975a. — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. V. Évolution à court terme des humus à la suite de l'ouverture de clairières. *Oecologia plantarum*, 10, 41-62.
- FAILLE (A.), 1975b. — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. VI. Influence tardive du clairiéragage sur les humus. *Oecologia plantarum*, 10, 309-330.
- FAILLE (A.), LEMÉE (G.), PONTAILLER (J. Y.), 1984. — Dynamique des clairières d'une forêt inexploitée (réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau). II. Fermeture des clairières actuelles. *Oecologia generalis*, 5, 181-199.
- GRIME (J. P.), 1979. — *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley and Sons, Chichester, 222 p.
- GRUBB (P. J.), 1977. — The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.*, 52, 105-145.

- HARCOMBE (P.A.), MARKS (P.L.), 1978. — Tree diameter distributions and replacement processes in southeast Texas forests. *Forest Sci.*, **24**, 153-166.
- JACQUIOT (C.), 1970. — *La forêt*. Masson et Cie. éd., Paris, 160 p.
- KRAJICEK (J.E.), BRINKMAN (K.A.), GINGRICH (S.F.), 1961. — Crown competition, a measure of density. *Forest Sci.*, **7**, 35-42.
- LEMEE (G.), 1978. — La hêtraie naturelle de Fontainebleau. In : LAMOTTE M. et BOURLIERE F. éd., *Structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres*. Problèmes d'Écologie, Masson et Cie., Paris, 75-128.
- LEMEE (G.), 1985. — Rôle des arbres intolérants à l'ombrage dans la dynamique d'une hêtraie naturelle (forêt de Fontainebleau). *Oecologia plantarum*, **20**, 3-20.
- MARKS (P.L.), 1974. — The role of pin cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. *Ecol. Monogr.*, **44**, 73-88.
- MEYER (H.A.), 1949. — Sur la construction des tarifs de cubage. R.F.F., 168-171.
- MITCHELL (K.J.), 1975. — Dynamics and simulated yield of Douglas-fir. *Forest Sci. Monogr.*, **17**, 39 p.
- MONK (C.D.), 1961. — Past and present influences on reproduction in the William L. Hutcheson Memorial Forest, New Jersey. *Bull. Torrey Bot. Club.*, **88**, 167-175.
- NAKASHIZUKA (T.), 1983. — Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata*) forests. III. Structure and development processes of sapling populations in different aged gaps. *Japan J. Ecol.*, **33**, 409-418.
- NAKASHIZUKA (T.), 1984. — Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata*) forests. V. Population dynamics of beech in a regeneration process. *Japan. J. Ecol.*, **34**, 411-419.
- NAKASHIZUKA (T.), NUMATA (M.), 1982. — Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata*) forests. I. Structure of a beech forest with undergrowth of *Sasa*. *Japan. J. Ecol.*, **32**, 57-67.
- NOBLE (J.R.), SLATYER (R.O.), 1980. — The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*, **43**, 5-21.
- OLIVER (C.D.), 1980-81. — Forest development in North America following major disturbances. *Forest Ecol. and Management*, **3**, 153-168.
- OLIVER (C.D.), STEPHENS (E.P.), 1977. — Reconstruction of a mixed-species forest in Central New-England. *Ecology*, **58**, 562-572.
- PARDÉ (J.), VENET (J.), 1981. — Traitement en futaie régulière. In : *Le Hêtre*, I.N.R.A. Paris, 272-293.
- PONTAILLER (J.Y.), 1979. — *La régénération du hêtre en forêt de Fontainebleau : ses relations avec les conditions hydriques stationnelles*. Thèse 3e cycle, Univ. Paris-Sud, Orsay, 98 p. + annexes.
- PETERS (R.), 1985. — *Japanese beech forest*. M. Sc.-Thesis, Dept. of Sylvic., Wageningen Agric. Univ., 81 p.
- RUNKLE (J.R.), 1981. — Gap regeneration in some old-growth forests of the Eastern United States. *Ecology*, **62**, 1041-1061.
- SCHULZE (E.D.), 1970. — Der CO<sub>2</sub> Gaswechsel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. *Flora*, **159**, 177-232.
- SPURR (S.H.), BARNES (B.V.), 1980. — *Forest Ecology*, 3rd ed. John Wiley, New-York, 687 p.
- VANSEVEREN (J.P.), AMBROES (P.), 1971. — Recherches sur l'écosystème forêt : la chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. N°42 : Note sur l'index foliaire et les quantités de chlorophylle à l'hectare. *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.*, **104**, 291-300.
- WATT (A.S.), 1925. — On the ecology of british beechwoods with special reference to their regeneration. II. The development and structure of beech communities on the Sussex Downs. *J. of Ecology*, **13**, 27-73.
- WATT (A.S.), 1947. — Pattern and process in the plant community. *J. of Ecology*, **35**, 1-22.



## ÉCOLOGIE DES COLÉOPTÈRES COPROPHILES EN PRAIRIE PERMANENTE PÂTURÉE

### II — Les brigades de Coléoptères adultes coprophiles.\* (1)

par M. DESIÈRE † (2)

Laboratoires de Morphologie, Systematique et Écologie animales,  
Université de Liège, Institut Ed. Van Beneden — LIÈGE (Belgique)

MOTS-CLÉS : Coléoptères coprophiles — Prairie pâturée.

KEY-WORDS : Coprophile beetles — Succession — Pasture.

#### RÉSUMÉ (Travail original)

Les bouses de vache, en prairie pâturée en climat tempéré, sont colonisées par 4 sinusies ou vagues d'invasion successives d'invertébrés coprophiles, qui assurent leur biodégradation et leur incorporation au sol. On peut reconnaître, au sein de chaque vague d'invasion et pour un groupe zoologique donné, trois types de «brigades» qui diffèrent par la durée et les modalités de leur intervention au sein de la bouse. Les termes de brigades «sténochrones», «oligochrones» et «eurychrones» ont été proposés pour les définir.

Dans le cas particulier des Coléoptères coprophiles adultes, la composition spécifique et la biomasse de ces différentes brigades ont été établies pour les vagues d'invasion caractéristiques des mois de mai, juin, juillet, août et septembre.

#### SUMMARY (Original scientific paper)

*Ecology of coprophilous beetles in pasture.  
II. The «brigades» of adult coprophilous beetles*

Cattle droppings, in pasture under temperature climate, are occupied by 4 sinusies or «invasion waves» of coprophilous invertebrates, which insure dung biodegradation and incorporation into the soil. For every taxonomic group, three types of «brigades» can be identified inside every invasion wave, based on the duration and modalities of their stay inside the dung. In the case of adult coprophilous beetles, the specific composition and biomass of the different brigades of the invasion waves are described, according to the month so far considered (may to september).

#### INTRODUCTION

Dans le numéro 1 de cette série (DESIÈRE, 1983), nous avons décrit les principales caractéristiques des populations de Coléoptères coprophiles adultes, sur la base d'une étude menée de juin 1971 à août 1973 dans une prairie située dans la Province de Liège (Belgique). Nous renvoyons à cette publication pour les détails concernant la technique d'échantillonnage et la périodicité des prélèvements. Soulignons que les résultats présentés dans cette deuxième partie ont été obtenus à partir des mêmes méthodes et sont basés sur les mêmes données qualitatives et quantitatives. Ils concernent exclusivement les Coléoptères adultes colonisant les bouses de vache domestique en prairie permanente pâturée.

#### I — LA BIOCÉNOSE COPROPHILE : SES DIFFÉRENTES UNITÉS STRUCTURALES

##### A — LES SYNUSIES

L'ensemble de la biocénose coprophile se décompose en diverses synusies (synonyme de microassociation au sens de DICE, 1952) évoluant différemment au cours du vieillissement des bouses. Ces synusies comprennent des communautés restreintes mais bien définies dans l'espace et dans le temps. Elles ne jouissent le plus souvent que d'une autonomie relative et d'une persistance assez limitée dans le temps. Dans le cas particulier des excréments, ces synusies, dont l'apparition et l'extinction sont souvent brusques, seront associées à un terme plus imagé et correspondant mieux à leur action au sein du biotope : celui de vagues d'invasion.

Rappelons brièvement que les bouses font l'objet, au cours de leur dégradation, de quatre vagues d'invasion successives plus ou moins nettement séparées dans l'espace et dans le temps. Celles-ci comportent, dans l'ordre, les Diptères

(1) Reçu le 1er septembre 1986, accepté le 1er octobre 1986.

(2) Cet article a paru après la disparition brutale de notre collègue, a été mis au point par le Professeur Ch. JEUNIAUX à qui doivent être adressées les demandes de tirés-à-part (N.D.L.R.).

coprophiles, les Coléoptères coprophages et prédateurs, les Acariens et Nématodes dont la majeure partie sont apportés par les Coléoptères, et enfin les éléments essentiels de la pédofaune (Collembolles, Acariens, Lombrics...).

## B — LES BRIGADES

A l'intérieur de chaque vague d'invasion, nous pouvons délimiter un certain nombre d'unités taxonomiquement plus restreintes auxquelles nous réserverons le terme de « brigades ». Chacune d'elles représente une population (et donc spécifiquement définie) dont l'intervention au sein du biotope est délimitée par des coordonnées spatio-temporelles au même titre que les différentes vagues d'invasion. Cette dénomination sera réservée pour toute espèce coprophile intervenant, à un moment donné de l'évolution des bouses, pour au moins 1 % de la biomasse totale. Elle ne concerne donc que les espèces, numériquement ou pondéralement dominantes, dont le rôle dans la dégradation des excréments ne peut être négligé.

Notons que cette définition de la brigade possède ici un sens plus limité que celui utilisé jusqu'à présent par certains auteurs. Pour ceux-ci, la brigade correspond à un nombre variable d'espèces.

Sur la base de cette définition, nous reconnaissons et définissons trois grands types de brigades au niveau des Coléoptères coprophiles adultes.

a) Un premier type de brigade se caractérise par une distribution pondérale relative nettement asymétrique et caractérisée, à un moment donné de l'évolution des bouses, par un maximum dépassant les 50 % de la biomasse totale de l'espèce considérée. Ce type de répartition de la biomasse suggère qu'il s'agit d'espèces manifestant des exigences ou des préférences nettement marquées pour un certain stade d'évolution du biotope. Ces brigades peuvent être qualifiées de *sténochrones* en raison même de leur intervention prépondérante au sein du biotope, pendant un laps de temps très court.

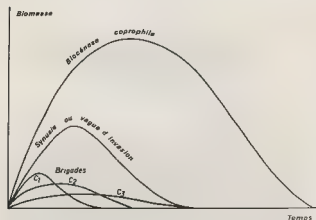


FIG. 1. — Représentation schématique des unités fonctionnelles de la biocénose coprophile en fonction de la dégradation des bouses de bovins.

a) Biocénose coprophile au sens large  
b) Synusie ou vague d'invasion.  
c1, c2, c3 : Brigades respectivement sténochrones, oligochrones et eurychrones.

b) Un deuxième type de brigade présente une répartition des biomasses moins asymétrique que le type précédent. Les valeurs maximales des biomasses se situent entre 30 à 50 % de la biomasse totale considérée, à un moment donné de l'évolution des bouses. L'impact de l'intervention de ces brigades au sein du biotope étant mieux réparti dans le temps, nous les qualifierons de brigades *oligochrones*.

c) Enfin nous reconnaissons un troisième type de brigade regroupant des espèces ne manifestant pratiquement aucune préférence pour un stade quelconque de dégradation de l'excrément. La répartition quasi uniforme de leur biomasse au cours des différentes étapes d'évolution des bouses nous permet d'adopter pour ces brigades le qualificatif d'*eurychrones*.

L'ensemble de ces diverses considérations théoriques au sujet de la biocénose coprophile et de son type d'intervention au niveau des bouses peut se résumer schématiquement sur la figure 1.

## II — DÉLIMITATION ET CARACTÉRISTIQUES DES BRIGADES DE COLÉOPTÈRES COPROPHILES DOMINANTES

Retraçons, mois par mois, la composition et les caractéristiques systématiques des brigades successives au cours de la dégradation d'une bouse. Les résultats sont transcrits sous la forme de tableaux pour des périodes de 2 en 2 jours jusqu'au dixième jour suivant le dépôt des excréments. Les figures transforment ces données en biomasses (Fig. 2 à 6).

### A — MAI (Tableau 1)

1. La synusie coprophile du printemps envahit massivement les bouses dès les premiers jours de leur dépôt. Deux espèces atteignent rapidement (1-2 jours) leur niveau de densité maximale (plus de 50 % de leur biomasse respective totale durant les deux premiers jours) : une espèce coprophage, *Cercyon melanocephalus* et un prédateur, *Sphaeridium scarabaeoides*. Ce dernier contribue largement à la valeur élevée de la biomasse générale. Leur disparition des biotopes colonisés est aussi brutale que leur arrivée. Elles quittent définitivement les excréments arrivés dans la seconde semaine de leur évolution. Il s'agit donc de brigades sténochrones dont l'impact maximal se situe dans les premières 48 heures suivant le dépôt des bouses.

2. Nous pouvons ensuite isoler un groupe de onze espèces ou groupes d'espèces dont la répartition relative des biomasses est plus ou moins étalée dans le temps, mais présentant, à un stade de la colonisation, plus de 30 à 50 % de leur biomasse totale. Ces brigades, de type oligochrone, se succèdent les unes aux autres tout au long des dix premiers jours. Nous reconnaissons ainsi une première brigade oligochrone représentée par une population d'*Oxytelus laqueatus* dont l'impact principal se situe durant les deux premiers jours du dépôt.

Viennent ensuite cinq brigades (*Aphodius pusillus*, *Cercyon lugubris*, *Cercyon impressus*, *Oxytelus piceus*, *Sphaeridium lunatum*) particulièrement importantes durant les troisième et quatrième jours. La biomasse très élevée de deux d'entre elles (*Sphaeridium lunatum* et *Cercyon impressus*) contribue pour la plus grande part, à ce moment, à l'augmentation sensible de la biomasse générale qui atteint des valeurs

TABLEAU I

Répartition des brigades de Coléoptères coprophiles adultes en fonction de l'âge de la bouse, pendant le mois de mai

| MAI                   | ÂGE DES BOUSES                                                                                                                          |                                                                                                                                             |                                                           |                                                                                  |        |
|-----------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------|--------|
|                       | 1 - 2                                                                                                                                   | 3 - 4                                                                                                                                       | 5 - 6                                                     | 7 - 8                                                                            | 9 - 10 |
| Brigades sténocrones  | <i>Sphaeridium scarabaeoides</i><br><i>Cercyon melanocephalus</i>                                                                       |                                                                                                                                             |                                                           |                                                                                  |        |
| Brigades oligochrones | <i>Oxytelus laqueatus</i>                                                                                                               | <i>Aphodius pusillus</i><br><i>Cercyon lugubris</i><br><br><i>Oxytelus piceus</i><br><i>Sphaeridium lunatum</i><br><i>Cercyon impressus</i> | <i>Cercyon lateralis</i><br><i>Platystethus arenarius</i> | <i>Aleocharinae</i><br><i>Oxytelus tetracaratus</i><br><i>Philonthus varians</i> |        |
| Brigades eurychrones  | <i>Aphodius ater</i> - <i>Autalia rivularis</i> - <i>Cercyon pygmaeus</i> - <i>Philonthus splendens</i> - <i>Megarthritis depressus</i> |                                                                                                                                             |                                                           |                                                                                  |        |

TABLEAU II

Répartition des brigades de Coléoptères coprophiles adultes en fonction de l'âge de la bouse, pendant le mois de juin

| JUIN                  | ÂGE DES BOUSES                                                                                             |                                                           |                                                        |                                                                                   |                               |
|-----------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------|
|                       | 1 - 2                                                                                                      | 3 - 4                                                     | 5 - 6                                                  | 7 - 8                                                                             | 9 - 10                        |
| Brigades sténocrones  | <i>Cercyon impressus</i><br><br><i>Cercyon melanocephalus</i><br><i>Sphaeridium scarabaeoides</i>          | <i>Oxytelus sculpturatus</i>                              |                                                        |                                                                                   | <i>Philonthus carbonarius</i> |
| Brigades oligochrones | <i>Oxytelus laqueatus</i><br><i>Philonthus splendens</i>                                                   | <i>Cercyon pygmaeus</i><br><br><i>Sphaeridium lunatum</i> | <i>Cercyon lateralis</i><br><br><i>Hister unicolor</i> | <i>Aphodius ater</i><br><br><i>Philonthus proximus</i><br><i>Aphodius rufipes</i> | <i>Aphodius fossor</i>        |
| Brigades eurychrones  | <i>Platystethus arenarius</i> - <i>Tachinus collaris</i> - <i>Aleocharinae</i> - <i>Philonthus varians</i> |                                                           |                                                        |                                                                                   |                               |

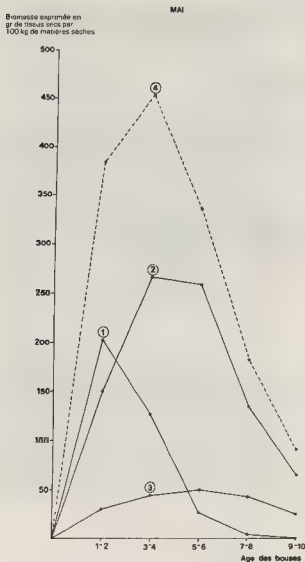


FIG. 2. — Évolution en mai, de la biomasse totale de chaque type de brigades de Coléoptères coprophiles en fonction du vieillissement des excréments.

- 1) Brigades sténochrones
- 2) Brigades oligochrones
- 3) Brigades eurychrones
- 4) Biomasse totale des espèces dominantes.

moyennes de 4,5 gr/kg de matières sèches pendant cette période. Vers la fin de la première semaine (5-6 jours), deux nouvelles brigades dominent la synuse. Il s'agit de deux espèces coprophages (*Cercyon lateralis* et *Platystethus arenarius*). Rappelons qu'à ce moment, les deux brigades sténochrones ont déjà quasi totalement disparu des biotopes. Enfin, vers le huitième jour, nous retrouvons trois brigades du même type avec les populations d'Aleocharinæ, *Oxytelus tetracarinatus* et *Philonthus varians*.

3. Ces diverses brigades sténo et oligochrones sont accompagnées tout au long de leur intervention par des populations à biomasse parfois élevée, mais dont l'impact est plus

largement étalé au cours du vieillissement des excréments (moins de 30 % de la biomasse moyenne totale à chaque période). On peut donc les qualifier de brigades eurychrones. Durant le mois de mai, nous en reconnaissons cinq (*Aphodius ater*, *Autalia rivularis*, *Cercyon pygmaeus*, *Philonthus splendens*, *Megarhirus depressus*).

4. La figure 2 indique l'évolution respective de la biomasse totale et des biomasses de divers types de brigades, en fonction de l'âge des bouses. On peut constater que l'évolution générale au printemps est nettement dominée par les brigades oligochrones.

#### B — JUIN (tableau II)

1. A cette époque, l'évolution générale de la biomasse de la synuse au cours du vieillissement des excréments va dans le sens d'une condensation au niveau des bouses fraîchement déposées. Cette tendance s'accompagne également d'un tassement net des valeurs moyennes totales de la biomasse. Cette situation se répercute sur la dynamique des diverses escouades à cette saison. En effet, nous trouvons, au cours des deux premiers jours de dépôt, trois brigades sténochrones. A celles déjà définies en mai pour les espèces *Cercyon melanocephalus* et *Sphaeridium scarabaeoides*, vient s'ajouter celle constituée par *Cercyon impressus* dont la biomasse totale non négligeable était plus largement répartie le mois précédent et surtout localisée principalement au niveau de bouses plus âgées (3-4 jours). De plus, nous pouvons reconnaître deux autres brigades sténochrones mais dont l'intervention est plus tardive. Il s'agit de *Oxytelus sculpturatus*, dont l'apogée se situe au cours des troisième et quatrième jours, et de *Philonthus carbonarius* qui ne se manifeste que bien plus tard, soit vers le neuvième jour. Nous délimitons ainsi cinq brigades sténochrones.

2. Neuf populations forment ensuite la série de brigades oligochrones. Les deux premières (*Oxytelus laqueatus* et *Philonthus splendens*) interviennent surtout dans les bouses les plus fraîches. La dernière espèce citée formait, en mai, une brigade de type eurychrone. Comme pour *Cercyon impressus*, mais dans une moindre mesure cependant, ce changement de statut entraîne une augmentation sensible de la biomasse totale au niveau des bouses fraîches. Durant les deux jours suivants, nous retrouvons les brigades de *Cercyon pygmaeus* et de *Sphaeridium lunatum* avec des biomasses totales nettement plus basses qu'en mai.

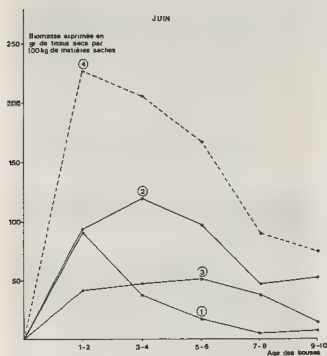
A la fin de la première semaine, la brigade de *Cercyon lateralis* est accompagnée de deux populations dont le rôle au sein de l'écosystème est, ou va devenir, fondamental. Il s'agit d'une espèce d'Histeride, *Hister unicolor*, intéressante par son comportement typique de prédateur, et d'une espèce de Scarabéide, *Aphodius rufipes* dont les populations coprophages sont encore loin d'avoir atteint leurs densités maximales.

Enfin, la succession des brigades oligochrones se termine par celles d'*Aphodius ater* et de *Philonthus proximus*, importants vers le huitième jour, et par celle d'*Aphodius fossor* qui manifeste une préférence pour les excréments plus âgés encore.

3. Les brigades eurychrones, au nombre de quatre, sont uniquement constituées par les populations de staphylinides (*Platystethus arenarius*, *Tachinus collaris*, *Philonthus varians*, *Aleocharinæ*). Les trois premières présentent, durant le mois de mai, une répartition moins uniforme de leurs effectifs puisqu'elles étaient rangées au sein des brigades oligochrones.

L'ensemble de ces observations est résumé dans la figure 3.

C — JUILLET (Tableau III)



1. La tendance amorcée au cours du mois de juin s'accroît au début de l'été. La biomasse totale, légèrement plus faible, se concentre davantage au niveau des excréments les plus frais.

La diversité et l'importance pondérale des brigades sténochrones axées sur les deux premiers jours expliquent ce type de colonisation. Nous dénombrons, en effet, à ce stade précoce de l'évolution des boues, pas moins de sept brigades sténochrones. Outre celles caractérisées en juin, s'ajoutent maintenant celles de *Sphaeridium lunatum*, *Philonthus splendens*, *Oxytelus laqueatus* et *Oxytelus piceus*. Les espèces constituant ces nouvelles brigades sténochrones se comportaient en juin comme des brigades oligochrones. C'est le cas notamment pour *Oxytelus piceus*, *Oxytelus laqueatus* et *Sphaeridium lunatum*. Durant les deux jours suivants, nous retrouvons la brigade d'*Oxytelus sculpturatus*, suivie immédiatement par les populations d'*Aphodius ater*.

FIG. 3. — Évolution, en juin, de la biomasse totale de chaque type de brigades de Coléoptères coprophiles en fonction du vieillissement des excréments.

- 1) Brigades sténochrones
- 2) Brigades oligochrones
- 3) Brigades eurychrones
- 4) Biomasse totale des espèces dominantes.

TABLEAU III

Répartition des brigades de Coléoptères coprophiles adultes en fonction de l'âge de la bouse, pendant le mois de juillet

|                       | ÂGE DES BOUES                                                                                                                                                                                                     |                              |                            |                      |                               |
|-----------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------|----------------------------|----------------------|-------------------------------|
| JUILLET               | 1 2                                                                                                                                                                                                               | 3 - 4                        | 5 - 6                      | 7 - 8                | 9 - 10                        |
| Brigades sténochrones | <i>Sphaeridium scarabaeoides</i><br><i>Sphaeridium lunatum</i><br><i>Cercyon melanocephalus</i><br><i>Cercyon impressus</i><br><i>Philonthus splendens</i><br><i>Oxytelus laqueatus</i><br><i>Oxytelus piceus</i> | <i>Oxytelus sculpturatus</i> | <i>Aphodius ater</i>       |                      |                               |
| Brigades oligochrones | <i>Tachinus collaris</i><br><i>Cercyon lateralis</i><br><i>Aphodius rufipes</i><br><i>Cercyon pygmaeus</i>                                                                                                        | <i>Megarhithus depressus</i> | <i>Philonthus proximus</i> | <i>Aphodius ater</i> | <i>Philonthus carbonarius</i> |
| Brigades eurychrones  | <i>Aleocharininae</i> - <i>Platystethus arenarius</i> - <i>Oxytelus tetracarinus</i> - <i>Austalia rivularis</i> - <i>Philonthus varians</i>                                                                      |                              |                            |                      |                               |

2. Les brigades oligochrones se caractérisent également par leur abondance durant les deux premiers jours. Nous relevons quatre espèces : *Tachinus collaris*, *Cercyon lateralis*, *Aphodius rufipes* et *Cercyon pygmaeus* ; ces trois dernières étant principalement localisées en juin au sein des biotopes plus âgés (de 3 à 4 jours).

Chaque stade de décomposition suivant se caractérise également par une brigade oligochrone, celle de *Megarhius depressus*, active surtout les troisième et quatrième jour, *Philonthus proximus* (cinquième et sixième jours), *Aphodius fossor* (septième et huitième jours) et *Philonthus carbonarius* (neuvième jour).

3. Comme précédemment, ce sont uniquement des populations de Staphylinés qui composent l'ensemble des brigades eurychrones, à savoir les *Aleocharininae*, *Platystethus arenaarius*, *Oxytelus tetracaratus*, *Autalia rivularis*, *Philonthus varians*.

La figure 4, en indiquant, pour chaque groupe, l'évolution de leur biomasse respective au cours du vieillissement des excréments, montre clairement la dominance des brigades sténochrones pendant les deux premiers jours. Ce sont elles qui caractérisent la synusie toute entière et lui impriment le sens de son évolution au sein de l'écosystème à cette époque de l'année.

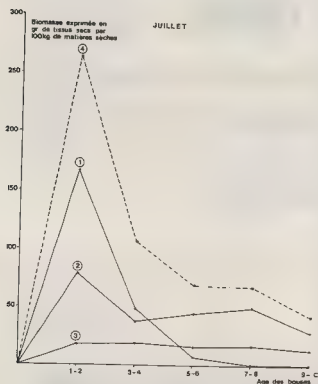


FIG. 4. — Évolution, en juillet, de la biomasse totale de chaque type de brigades de Coléoptères coprophiles en fonction du vieillissement des excréments.

- 1) Brigades sténochrones
- 2) Brigades oligochrones
- 3) Brigades eurychrones
- 4) Biomasse totale des espèces dominantes

## D — AOÛT (Tableau IV)

1. La situation observée au début de l'été (juin-juillet) change radicalement au cours des dernières semaines du mois d'août. On assiste à la fois à une réduction importante du nombre de brigades sténochrones et à une diminution sensible de leur biomasse totale. C'est le cas notamment des populations de *Sphaeridium scarabaeoides* et des *Cercyon melanocephalus*. Les deux autres espèces, *Sphaeridium lunatum* et *Cercyon impressus*, augmentent très légèrement leurs effectifs.

2. C'est surtout au niveau des brigades oligochrones que se situent les changements les plus importants. En effet, on ne compte plus que trois brigades oligochrones constituées par trois espèces coprophages : deux Scarabéides (*Aphodius rufipes* et *rufus*) et un Géotrupide (*Geotrupes stercorarius*).

Cependant, en dépit de leur réduction numérique, ces brigades dominent entre le troisième et le quatrième jour, et revêtent un intérêt considérable en raison de la biomasse élevée de leurs populations et de l'impact de deux d'entre elles au niveau de l'écosystème.

*Aphodius rufipes*, par l'abondance numérique et le régime coprophage de ses populations adulte et larvaire, atteint à cette époque les biomasses moyennes les plus élevées jamais enregistrées. *Geotrupes stercorarius* ne lui cède en rien à ce point de vue mais, par son rôle de fouisseur d'excréments particulièrement efficace, il modifie sérieusement l'évolution des caractères édaphiques des bouses colonisées.

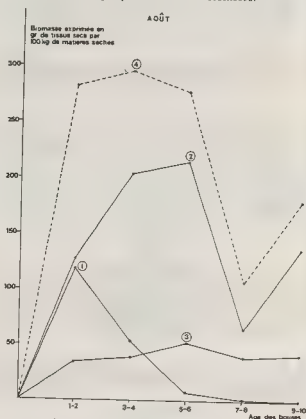


FIG. 5. — Évolution, en août, de la biomasse totale de chaque type de brigades de Coléoptères coprophiles en fonction du vieillissement des excréments.

- 1) Brigades sténochrones
- 2) Brigades oligochrones
- 3) Brigades eurychrones
- 4) Biomasse totale des espèces dominantes

TABLEAU IV

Répartition des brigades de Coléoptères coprophiles adultes en fonction de l'âge de la bouse, pendant le mois de juillet

| AOÛT                  | ÂGE DES BOUSES                                                                                                                                                     |                                                  |                              |       |        |
|-----------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------|------------------------------|-------|--------|
|                       | 1 - 2                                                                                                                                                              | 3 - 4                                            | 5 - 6                        | 7 - 8 | 9 - 10 |
| Brigades sténochrones | <i>Sphaeridium scarabaeoides</i><br><i>Sphaeridium lunatum</i><br><i>Cercyon impressus</i><br><i>Cercyon melanocephalus</i>                                        |                                                  |                              |       |        |
| Brigades oligochrones |                                                                                                                                                                    | <i>Aphodius rufipes</i><br><i>Aphodius rufus</i> | <i>Geotrupes stercorosus</i> |       |        |
| Brigades eurychrones  | <i>Cercyon pygmaeus</i> - <i>Cercyon lateralis</i> - <i>Aleocharinae</i> - <i>Philonthus varians</i> - <i>Philonthus splendens</i> - <i>Platystethus arenarius</i> |                                                  |                              |       |        |

3. Les brigades eurychrones regroupent les populations de six espèces (quatre Staphylinides et deux Histérides) dont certaines se comportaient au début de l'été, soit comme des brigades sténochrones, soit comme des brigades oligochrones (*Philonthus splendens* et *Cercyon lateralis*). La majorité d'entre elles, contrairement aux espèces à brigades sténochrones, présentent des biomasses globales élevées. Au total, nous dénombrons treize brigades dominantes contre vingt-deux recensées un mois plus tôt.

4. La répartition de la biomasse totale respective des divers types de brigades indique clairement la nature des changements profonds survenus au cours de l'été dans les rapports entre la synusie et le biotope (Fig. 5).

Les brigades sténochrones ne connaissent plus ici le succès constaté en juillet. L'impact dominant est, comme en mai, assuré par les brigades oligochrones, mais celles-ci se composent de trois espèces seulement. La répartition générale de leurs biomasses reflète assez largement celle de la synusie toute entière. Celle-ci, à cette époque de l'année, peut donc être caractérisée comme dominée par les brigades de type oligochrone, prépondérantes entre le troisième et le quatrième jour et constituée uniquement d'espèces coprophages.

## E — SEPTEMBRE (Tableau V)

1. Quelque quinze jours après la fin du mois d'août, la synusie coprophile entre dans sa dernière phase d'activité, celle qui précède l'entrée en hibernation de la plupart de ses constituants. On assiste à un retard plus net encore de l'envahissement massif des bouses. En effet, on ne trouve plus qu'une seule brigade sténochrone, dominante pendant les deux premiers jours, celle de *Cercyon impressus*. Les deux espèces de *Sphaeridium* appartiennent toujours à ce groupe sténochrone mais leur activité est prépondérante les troisième et quatrième jours.

2. Les brigades oligochrones regroupent les populations de sept espèces intervenant activement à différents moments de l'évolution des bouses. Les deux espèces d'*Oxytelus*, *Oxytelus laqueatus* et *Oxytelus piceus*, préfèrent les excréments les plus frais (1-2 jours), tandis que *Aphodius rufipes* et *Cercyon melanocephalus* colonisent davantage des stades de dégradation plus avancés (3-4 jours).

Les trois brigades restantes se succèdent à partir du cinquième jour et concernent un Scarabéide, *Aphodius rufus*, un Ptiliide et un Hydrophilide, *Cercyon lateralis*.

TABLEAU V

Répartition des brigades de Coléoptères coprophiles adultes en fonction de l'âge de la bouse, pendant le mois de septembre

| SEPTEMBRE             | ÂGE DES BOUSES                                                                                                                                                 |                                                                |                       |                 |        |
|-----------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------|-----------------------|-----------------|--------|
|                       | 1 - 2                                                                                                                                                          | 3 - 4                                                          | 5 - 6                 | 7 - 8           | 9 - 10 |
| Brigades sténochrones | <i>Cercyon impressus</i>                                                                                                                                       | <i>Sphaeridium lunatum</i><br><i>Sphaeridium scarabaeoides</i> |                       |                 |        |
| Brigades oligochrones | <i>Oxytelus laqueatus</i><br><i>Oxytelus piceus</i>                                                                                                            | <i>Aphodius rufipes</i><br><i>Cercyon melanocephalus</i>       | <i>Aphodius rufus</i> | <i>Ptilidae</i> |        |
| Brigades eurychrones  | <i>Cercyon pygmaeus</i> - <i>Geotrupes stercorarius</i> - <i>Aleocharinae</i> - <i>Philonthus varians</i> - <i>Megarhithus</i> - <i>Platystethus arenarius</i> |                                                                |                       |                 |        |

3. Les brigades eurychrones, au nombre de six, renferment comme précédemment trois populations de Staphylinins (*Philonthus varians*, *Platystethus arenarius* et les *Aleocharinae*) auxquelles s'ajoutent maintenant celle de *Megarhirus depressus* et une population d'*Hydrophilides*, *Cercyon pygmaeus*. L'importance de ces brigades est accrue par la présence dans leurs rangs des *Geotrupes stercorarius* toujours très abondants à cette période de l'année. C'est d'ailleurs la seule espèce que nous avons récoltée, encore active, jusqu'au début du mois de décembre.

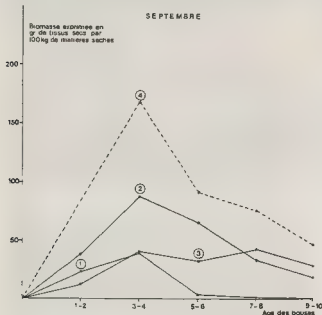


FIG. 6. — Évolution, en septembre, de la biomasse totale de chaque type de brigades de Coléoptères coprophiles en fonction du vieillissement des excréments.

- 1) Brigades sténochrones
- 2) Brigades oligochrones
- 3) Brigades eurychrones
- 4) Biomasse totale des espèces dominantes.

4. L'évolution de la biomasse totale de chaque type de brigade (Fig. 6) en fonction de l'âge des excréments envahis indique encore l'importance du rôle joué par les brigades oligochrones. Ce sont elles qui, comme en août, forment l'essentiel de la synusie coprophile. La diminution des effectifs, et surtout le retard phénologique des brigades sténochrones, est nettement accentué. Quant aux brigades eurychrones, leur impact est surtout marqué vers la fin de la deuxième semaine suivant le dépôt des excréments. La différence essentielle par rapport au mois précédent réside dans le net abaissement des biomasses de toutes les espèces considérées.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

Nous avons analysé la succession des populations pondéralement dominantes de Coléoptères coprophiles adultes (plus de 1 % de la biomasse totale) au sein des excréments, en fonction de leur stade de dégradation, et à différents mois de l'année.

Cette analyse nous a permis de définir ainsi trois types de brigades — sténochrones, oligochrones et eurychrones —, caractérisées par l'allure de la fonction exprimant la répartition de leurs densités et/ou de leurs biomasses relatives à différents stades de dégradation des excréments.

Partant d'un découpage de l'évolution de l'écosystème «bouse» en périodes de deux jours, nous avons reconnu l'existence, quelle que soit l'époque considérée, de dix groupes de brigades dont nous avons représenté la structure dynamique sous la forme du stéréogramme de la figure 7.

En d'autres termes, une bouse déposée en milieu prairial exposé, entre mai et septembre, est le siège d'une vague d'invasion de Coléoptères coprophiles adultes comprenant dix «vaguelettes» successives ou «groupes de brigades» dont la structure dynamique est constante. Ces dix groupes de brigades comprennent quatre groupes de brigades de type sténochrone dont le plus important concerne les brigades envahissant les excréments durant les deux premiers jours de leur dépôt. Celles-ci intéressent au total sept espèces ; leur

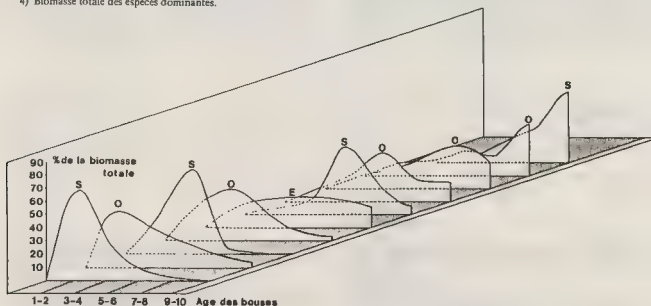


FIG. 7. — Représentation schématisée de la succession des brigades constituant la vague d'invasion des Coléoptères coprophiles adultes.

intervention simultanée n'intervient qu'au mois de juillet. Les trois autres groupes comprennent les populations de cinq espèces ; trois d'entre elles sont prépondérantes dans les bouses vieilles de trois et quatre jours.

Les brigades de type oligochrone appartiennent à cinq groupes, chacun de ceux-ci caractérisant un stade d'évolution de l'écosystème. De manière générale, leur impact atteint sa valeur maximale au cours des troisième et quatrième jours.

Enfin, un dernier groupe renferme l'ensemble des brigades eurychrones dont l'intervention se situe également entre les différents états d'évolution de l'écosystème.

En mai et à la fin de l'été (août et septembre), la synusie coprophile est dominée largement par les brigades oligochrones dont les standing-crop élevés (sauf en septembre) constituent l'essentiel de la biomasse totale. Ces brigades oligochrones offrent cependant une différence fondamentale au point de vue de leur spécificité. A la fin de l'été, ces brigades sont réparties entre trois familles pondéralement les plus importantes : Hydrophilidae, Scarabaeidae et Staphylinidae. A cette saison, la totalité des brigades oligochrones est formée par trois espèces de Scarabaeidae, totalement absentes de la synusie printanière.

Le passage du printemps à l'été va de pair avec un bouleversement profond de la dynamique de la synusie. Dès le mois de juin, les brigades sténochrones précoces prennent de plus en plus d'importance, marquant ainsi la tendance à la concentration de la synusie dans les biotopes fraîchement constitués.

Cette tendance atteint son apogée au cours du mois de juillet, époque à laquelle près de 50 % de la biomasse totale sont répartis dans les excréments âgés seulement de un ou deux jours. La synusie coprophile au début de l'été offre donc une structure dynamique originale largement dominée par les premières vagues de brigades sténochrones et oligochrones.

## BIBLIOGRAPHIE CITÉE DANS LE TEXTE ET OUVRAGES CONSULTÉS

- CHANDLER, 1929. — Cité in POORBAUGH (1966) : Ecological studies on the insect community utilizing undisturbed cattle droppings. (Thesis of University of California - Berkeley).
- DESIÈRE (M.), 1983. — Écologie des Coléoptères coprophiles en prairie permanente pâturée (I) : Caractéristiques des populations de Coléoptères coprophiles adultes. Phénologie et dynamique saisonnière. *Bull. Ecol.*, 14, 99-117.
- DETHIER (V. G.), 1947. — *Chemical insect attractants and repellents*. Philadelphia, Toronto, The Blakiston Co., Cop.-XV, 289 p.
- DICE (I. R.), 1952. — *Natural communities*. University of Michigan press, 1955, 547 p.
- ELTON (C.), 1927. — Cité in POORBAUGH (1966) : Ecological studies on the insect community utilizing undisturbed cattle droppings. Thesis of University of California - Berkeley.
- FINCHER (G. T.), STEWART (T. B.) and DAVIS (R.), 1969. — Attraction of Coprophagous beetles to feces of various animals. *Proc. ent. Soc. Wash.*, 71, 71-72.
- FINNE (D.), 1969. — Introduction à une étude synécologique des bouses de Bovides. *Mémoire de Licence*, Université de Liège.
- FINNE (D.) et DESIÈRE (M.), 1971. — Étude synécologique des bouses de Bovides. I. Évolution estivale de la biomasse des Coléoptères en fonction du vieillissement des bouses. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 8, (3), 409-417.
- FISCHER (R. A.), CORBET (A. S.) and WILLIAMS (C. B.), 1943. — The relation between the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, 12, 42-58.
- GILLARD (P.), 1967. — Coprophages beetles in pasture ecosystems. *The Jour. of the Austr. Inst. of Agric. Sci.*, 33, 30-34.
- HAFAZ (M.), 1939. — Some ecological observations on the insect fauna of dung. *Bull. Soc. Foudal Entom.*, 23, 241-287.
- JANSSENS (A.), 1950. — Manuel du chasseur d'insectes. Ouvrage édité par le Patrimoine de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, 1950.
- JANSSENS (A.), 1960. — Faune de Belgique. Insectes Coléoptères Lamellicornes. Inst. r. Sci. nat. Belg., Bruxelles, 411 p.
- KOSKELA (H.), 1972. — Habitat selection of dung inhabiting staphylinids (Coleoptera) in relation to age of the dung. *Ann. Zool. Fennici*, 9, 156-171.
- LANDIN (B. O.), 1961. — Ecological studies on dung beetles. Opusc. Ent. Lund. Supplementum, XIX, Lund, Berlingska Boktryckeriet, 228 p.
- LANDIN (J.), 1967. — On the relationship between the microclimate in cow droppings and some species of Sphaeridium. *Col. Hydrophilidae*. Opusc. Ent. Lund., 32, 207-212.
- MAC FAYDEN (A.), 1963. — *Animal Ecology. Aims and methods*. London, Sande s, 1963, 344 p.
- MADDLE (H.), 1934. — Zur Kenntnis der Morphologie, Ökologie und Physiologie von *Aphodius rufipes* L. und einigen verwandten Arten. *Zool. Jahrb. Anat. Ont. Jena*, 58.
- MENHINICK (E. F.), 1964. — A comparison of some species individuals diversity indices applied to samples of field insects. *Ecology*, 45, 859-861.
- MOHR (C.), 1943. — Cattle droppings as ecological units. *Ecol. Monogr.*, 13, 275-298.
- PAULIAN (R.), 1943. — Les Coléoptères. Paris, Payot, 1943, 396 p.
- POORBOUGH (J. H. J.), 1966. — Ecological studies on the insect community utilizing undisturbed cattle droppings. Thesis of University of California, Berkeley.
- PORTCHINSKY (I.), 1885. — Muscarum cadaverinarum stercorariumque biologia comparata. En russe, cité by POORBOUGH (1966) et HAMMER (1941).
- PRATT (F. C.), 1912. — Insects bred from cow manure. *Canad. Entom.*, 44.
- RICOU (G.), 1967. — Étude biocénétique d'un milieu «naturel» la prairie permanente pâturée. *Ann. Epiph.*, 18, n° hors-sér. 1, 1-148.
- SNOWBALL (G. J.), 1942. — A consideration of the insect population associated cow dung at Crawley. *W. A. J. R. Soc. W. Australia*, 28, 219-245.
- THÉRON (J.) et BIGOT (1971). — Sur les modifications de la communauté des Coléoptères scarabéides coprophages en Camargue. *Bull. Soc. Étude Sci. nat. Nîmes*, 2, 62-78.



# BIOCLIMATOLOGIE DU MÊLÈZE D'EUROPE (*LARIX EUROPAEA* DC. = *LARIX DECIDUA* MILL.) : BILAN DES CONNAISSANCES ET PERSPECTIVES D'ÉTUDE DANS LES ALPES FRANÇAISES DU SUD EN PARTICULIER\*

par Henri SANDOZ

Université d'Aix-Marseille III — Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme — Laboratoire de Botanique et Écologie Méditerranéenne  
Rue Henri Poincaré — 13397 MARSEILLE CEDEX 13 — FRANCE

**MOTS-CLÉS :** Bioclimatologie — Méléze d'Europe — Facteurs climatiques — Climat ambiant — Climat du sol — Stratégie d'étude — Alpes.

**KEY-WORDS :** Bioclimatology — European Larch — Climatic factors — Ambient climate — Soil climate — Strategy of study — Alps

## RÉSUMÉ (Travail original)

L'auteur fait, tout d'abord, une mise au point sur les principales connaissances concernant l'écologie du Méléze d'Europe, et plus particulièrement sa bioclimatologie, et envisage le rôle joué par les différents facteurs suivants : pluviosité, température de l'air, état hygrométrique de l'air, nébulosité et brouillard, rayonnement global et insolation, vent, exposition et altitude, température du sol et humidité du sol. Ensuite, l'auteur propose une stratégie pour une étude écologique rigoureuse du Méléze. Cette stratégie peut, parallèlement, être appliquée aux autres essences caractéristiques de l'étage subalpin des Alpes (*Pinus cembra* L., *Pinus uncinata* Ramond, *Pinus mughus* Scopoli) et permettre une meilleure compréhension de leur écologie.

## SUMMARY (Original scientific paper)

*Bioclimatology of the European Larch (Larix europaea DC. = Larix decidua Mill.) : state of knowledge and prospects of study, especially in the southern French Alps.*

The author first restates the main knowledge on European Larch ecology, and especially its bioclimatology, and considers the part played by the various following factors : rainfall, temperature and humidity of air, cloud cover and fog, total radiation and insolation, wind, exposition and altitude, temperature and humidity of soil.

He then suggests a strategy for a close ecological study of the Larch. This strategy can similarly be applied to other woody species (*Pinus cembra* L., *Pinus uncinata* Ramond, *Pinus mughus* Scopoli) characteristic of the subalpine stage of the Alps and provide much better understanding of their ecology.

## INTRODUCTION

Le Méléze d'Europe (*Larix europaea* DC. = *Larix decidua* Mill. ; incl. *Larix polonica* Racib.) (1) a fait l'objet de très nombreux travaux essentiellement disséminés dans la littérature botanique et forestière des principaux pays européens.

Actuellement, le Méléze se rencontre, à l'état naturel, surtout dans les Alpes, d'un bout à l'autre de la chaîne, sur une distance de plus de 900 km (voir Fig. 1). Cependant, il se trouve également dans les Carpathes, en quelques points de la Transylvanie, dans les Monts des Sudètes et en Pologne.

En ce qui concerne les Alpes françaises, sur un total d'environ 70.000 hectares occupés par cette essence à l'état spon-

tané, 45.000 se situent dans le groupe Gapençais-Embrunais-Briançonnais-Ubaye, 2.000 dans le Haut-Verdon et 15.000 dans les Alpes-Maritimes (FOURCHY, 1952). Cette répartition montre clairement que la plus grande partie des Mélézeins français se trouve dans les Alpes du Sud où leur étude paraît donc la plus opportune.

Afin d'établir des perspectives d'étude de la bioclimatologie du Méléze, il est nécessaire, auparavant, de faire le bilan des connaissances actuelles concernant les principaux facteurs climatiques pouvant intervenir dans l'installation et la croissance de cette essence, aussi bien au niveau du climat ambiant que du climat du sol. En outre, pour plus de clarté, le rôle des facteurs édaphiques sera, en premier lieu, brièvement rappelé. Par contre, les facteurs biotiques, dont l'influence sur le Méléze est pourtant très grande, ne pourront pas faire l'objet, dans le cadre de ce travail, d'un développement spécial.

\* (Reçu le 12 février 1986, accepté le 10 juin 1986).

(1) Pour plus de commodité, dans la suite de cet article le Méléze d'Europe sera souvent appelé tout simplement « Méléze ». En ce qui concerne le choix préférentiel du binôme *Larix europaea* DC., voir l'appendice précédant la bibliographie.

NB : Élaborée en partie à la demande du Parc National du Mercantour, cette étude sur le Méléze d'Europe a été déposée (pour l'essentiel) au siège (NICE - FRANCE) le 5 juillet 1982. Elle s'insère dans un travail beaucoup plus vaste de son auteur envisageant l'écologie des principales essences de Conifères de l'étage subalpin des Alpes.



FIG. 1. — Répartition du Mélèze dans les Alpes d'après P. FOURCHY (1952)

## I — BILAN DES CONNAISSANCES ACTUELLES

### 1 — FACTEURS ÉDAPHIQUES

Les nombreuses recherches pédologiques effectuées pour connaître l'importance des facteurs édaphiques sur le comportement du Mélèze sont toutes arrivées à la conclusion que cette essence se montre à peu près indifférente à la composition chimique du sol. Par contre, l'état physique de celui-ci joue un rôle primordial, surtout lors de l'installation des semis et au cours du jeune âge des Mélézes (FOURCHY et DUCHAUFOR, 1952, entre autres). Pour résumer, disons simplement qu'une bonne perméabilité et une bonne aération du sol sont nécessaires. Notons, toutefois, que l'exagération de ces caractères, en favorisant l'évaporation, peut devenir néfaste dans le cas de sols à microclimat sec : c'est le cas, par exemple, de beaucoup de sols d'adrets en climat sec.

À côté des propriétés physiques du sol, un autre facteur est essentiel pour l'installation et la bonne croissance du Mélèze : c'est la concurrence de la végétation qui doit impérativement demeurer faible afin que l'alimentation en eau du Mélèze, très exigeant à cet égard, ne soit pas perturbée outre mesure.

Ces raisons expliquent aisément l'installation en pionnier du Mélèze sur les sols jeunes, filtrants, recouverts d'une

végétation peu dense (éboulis, cônes de déjection, moraines récentes....) et l'absence de régénération sur les sols tassés, mal aérés ou bien envahis par la pelouse serrée ou la lande continue et épaisse.

### 2 — FACTEURS CLIMATIQUES

Si la question des facteurs édaphiques a été assez rapidement comprise, la bioclimatologie du Mélèze, par contre, a posé beaucoup de problèmes aux chercheurs qui ont essayé d'expliquer le « tempérament capricieux et fantasque » (FOURCHY, 1952) de cette essence et, longtemps, on a parlé de l'« énigme du Mélèze » (« Lärchenrätsel » des auteurs de langue allemande).

#### A — CLIMAT AMBIANT

##### Pluviosité

Les Botanistes et les Forestiers ont bien vite remarqué que le Mélèze fuit les influences océaniques. L'observation même du contour de son aire naturelle confirme facilement cette assertion. Dans les Alpes françaises, par exemple, le Mélèze

se cantonne dans la zone interne de la chaîne, alors qu'il est absent des Préalpes. Toutefois, certains auteurs n'ont pas manqué de faire remarquer qu'en ce qui concerne la **pluviosité** une contradiction, au moins en apparence, se manifestait dans le fait que cette essence se rencontre, d'une part, dans de véritables «pôles de sécheresse» recevant entre 600 et 650 mm de pluie (comme en Briançonnais, en Maurienne ou en Valais, par exemple) et, d'autre part, dans des lieux très arrosés recevant jusqu'à 1.500, 2.000 et même 2.500 mm de pluie (comme dans les Alpes Maritimes, la haute vallée de l'Arve ou le Tessin). Pour comprendre cet état de choses, deux observations fondamentales sont à énoncer ici. D'abord, la transpiration est très active chez le Mélèze (2), ce qui a pour corollaire une importante consommation d'eau. Les influences océaniques pourraient éventuellement satisfaire l'approvisionnement en eau de cette essence (encore qu'une pluviosité trop importante ne lui paraît pas favorable, comme on va le voir ci-après), mais, par l'ambiance climatique qu'elles créent (état hygrométrique élevé, insolation modérée), elles s'avèrent finalement défavorables au Mélèze. (N.B. : il ne faudrait toutefois pas en conclure que le grand besoin de transpirer manifesté par cette essence explique, à lui seul, sa limite d'extension). Ensuite, quand on aborde un problème d'écologie, on doit toujours avoir présente à l'esprit la règle de la compensation des facteurs : ainsi, une forte pluviosité peut être compensée, par exemple, par une grande perméabilité du sol, la fréquence élevée d'un vent, une très forte insolation ou bien encore par une hausse générale de la température sous une latitude plus méridionale. Le régime des précipitations, lui-même, peut expliquer aussi, en partie, l'apparente anomalie signalée ci-dessus (précipitations abondantes mais brutales et violentes dans le Tessin, par exemple). En conclusion, P. FOURCHY (1952) estime que, si elle n'est pas compensée, une trop grande pluviosité semble défavorable au Mélèze et qu'une trop faible pluviosité d'été est un obstacle absolu à sa propagation (là se trouverait, selon cet auteur, «l'explication principale de sa limite d'extension dans nos Alpes du Sud»).

### Température de l'air

Du point de vue de la **température de l'air**, les exigences du Mélèze sont assez mal définies. E. HESS (1942) constate qu'en Suisse (Haute-Engadine) on trouve cette essence en des endroits où la température annuelle moyenne atteint seulement 1°S (Sils-Maria) et même 1°3 (Bevers). En France, P. FOURCHY (1952) cite, par exemple, Chamonix (Haute-Savoie) dont la température moyenne annuelle est de 6°33, Briançon (Hautes-Alpes) où elle est de 6°76 et Beuil (Alpes-Maritimes) où elle atteint 7°60. Un point commun semble toutefois caractériser les stations naturelles à Mélèze : c'est que leur climat témoigne généralement d'une tendance continentale.

En ce qui concerne les **gelées**, si le Mélèze supporte des climats où le nombre de jours de gelée peut être important (166 à Briançon ; 173 aux Granges de la Brasque (Mont Tourmairet) dans les Alpes-Maritimes), il paraît sensible, par contre, aux gelées printanières tardives surtout néfastes pour les jeunes semis.

### État hygrométrique de l'air

L'état hygrométrique de l'air est très certainement l'un des facteurs climatiques essentiels intervenant dans la répartition

naturelle du Mélèze puisque la physiologie de cette essence lui impose une transpiration très active. E. HESS (1942) attribue un rôle «primordial» à l'humidité de l'air dans la distribution du Mélèze en Suisse et précise que «l'aire de dispersion naturelle du Mélèze correspond aux régions qui accusent une humidité relative de l'air inférieure à 75 %». Dans les Alpes françaises, un état hygrométrique de l'air peu élevé lui semble également favorable mais les recherches précises dans ce domaine, pourtant fondamental, font défaut, si bien qu'on en est le plus souvent réduit à des hypothèses. R. LEROY (1946) observe que, dans la vallée de la Tinée (Alpes-Maritimes), le Mélèze «se satisfait avant tout d'un climat lumineux et d'un air sec, mais ne tolère pas la chaleur de la basse montagne méditerranéenne, ce qui empêche son extension vers les rivages de la Côte d'Azur».

### Nébulosité et brouillard

La **nébulosité** ne jouerait pas un rôle très évident dans la distribution géographique du Mélèze. Notons, cependant, que ce facteur ne doit pas être assimilé à l'ensolaillement. Ainsi, en comparant Bourg-Saint-Maurice (Savoie) et Briançon (Hautes-Alpes), on remarque que, si les moyennes annuelles de la nébulosité sont voisines (respectivement : 5,8 et 5,9 ; N.B. : la nébulosité est cotée dans tous les pays de 1 à 10), le nombre d'heures d'insolation est pour l'année en moyenne de : 2.089 pour la station des Alpes du Nord et 2.435 pour la station des Alpes du Sud (in FOURCHY, 1952).

Le **brouillard** qui absorbe lumière et chaleur, et qui occasionne l'apport d'humidité, joue un rôle probablement important dans la répartition naturelle du Mélèze, comme le souligne d'ailleurs le fait qu'il est, le plus souvent, moins fréquent dans l'aire de cette essence qu'en dehors de celle-ci. Notons, ici, que le brouillard peut compenser en partie certaines conditions défavorables au Mélèze : ainsi, la station des Granges de la Brasque (Alpes-Maritimes) signalée ci-dessus, exposée au Sud et à environ 35 km seulement de la Méditerranée, devrait son maintien à un microclimat plus frais dans lequel intervient un nombre de jours de brouillard assez élevé (35 par an) et évidemment le nombre important de jours de gelée indiqué plus haut.

### Rayonnement global et insolation

Le **rayonnement global** a une importance primordiale en haute montagne. Il est nettement plus fort qu'en plaine (même par temps couvert : possibilité d'accomplissement de l'assimilation chlorophyllienne pendant la période d'activité des végétaux). H. TURNER (1966) a montré qu'il existe, dans la zone subalpine, une relation certaine entre la radiation globale et la végétation. Pour le Mélèze, essence de «lumière» par excellence, l'intérêt d'études particulières dans ce domaine n'est pas à démontrer. Cependant, force est de constater que les données, selon les stations, et disséminées, n'ont pas permis jusqu'à présent d'établir des corrélations précises entre l'intensité du rayonnement et la répartition naturelle du Mélèze dans les Alpes françaises. On ne peut que faire le rapprochement entre le fait que l'insolation et la luminosité sont fortes dans les Alpes du Sud et celui que c'est précisément dans ce secteur que les Mélèzeins présentent leur plus grand développement. Notons, ici, que l'insolation varie beaucoup en haute montagne, selon les stations, aussi bien au point de vue de la durée que de l'incidence des rayons solaires, et les contrastes parfois si saisissants entre adret et ubac doivent être attribués, en grande partie, à la différence dans l'insolation se traduisant par un énorme écart dans l'intensité et la quantité de radiation solaire reçue au sol.

(2) Pour donner un ordre d'idée sur ce phénomène, indiquons que, selon SCHUBERT et FOURCHY (1952), «en 24 heures et au mois d'août, l'évapotranspiration pour 500 g de poids de sol, est de l'ordre de 10 g».

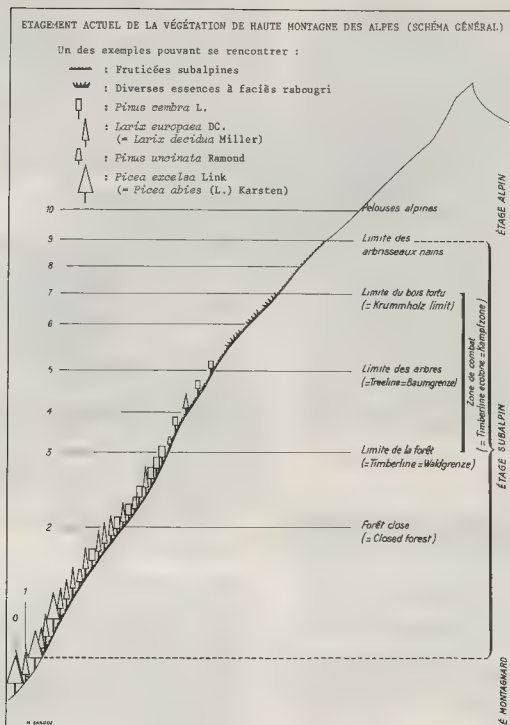


FIG 2. — Principaux types de stations (numérotés de 0 à 10) susceptibles d'être étudiés pour une meilleure compréhension de l'écologie des essences subalpines des Alpes et de celle du Mélèze d'Europe en particulier

## Vent

Le vent est un élément du climat pour lequel peu de données sont disponibles. C'est très regrettable, car son importance dans l'étage subalpin est capitale. Outre son action mécanique sur la végétation et la surface du sol connue depuis fort longtemps, le vent influence la répartition des précipitations atmosphériques et en particulier, par l'intermédiaire de la distribution de la neige, il agit indirectement, mais de façon notable, sur la durée de la période de végétation des divers types de stations de haute montagne. Son action peut également être décisive sur le régime thermique et sur l'évaporation (par exemple, la perte d'humidité d'un sol due au vent peut être supérieure à celle due au rayonnement de chaleur). Le vent influence aussi la photosynthèse et la transpiration, donc la croissance des végétaux. Compte tenu du tempérament du Mélèze, essence à forte transpiration, on mesure toute l'importance que doit exercer le facteur «vent» sur sa distribution dans les stations de haute altitude. En montagne, le Mélèze ne semble craindre aucun vent (3), sauf, bien sûr, dans les sites les plus exposés, tels certains cols ou arêtes, où règnent en quasi permanence des courants aériens. P. PLESNIK (1973) signale que, dans les Hautes Tatras, les vents violents favorisent la répartition du Mélèze, plus résistant à cet égard que l'Épicéa.

## Exposition et altitude

La question de l'exposition a été pendant longtemps fort débattue pour le Mélèze. Actuellement, tout le monde s'accorde pour reconnaître que cette essence est indifférente à l'exposition, dans la mesure où son approvisionnement en eau est assuré. Ainsi, à condition que les adrets ne soient pas trop chauds et secs et que le sol y demeure frais, le Mélèze se développe normalement sur ces versants, et ce n'est que dans les cas contraires qu'il se réfugie uniquement sur les ubacs.

Quant à l'altitude, on trouve le Mélèze, à l'état spontané dans les Alpes, de 240 m seulement en Basse-Autriche (TSCHERMAK, 1935) à 2.500 m dans les Alpes briançonnaises ou dans les Alpes Maritimes (Tinée) et même à 2.550 m (HESS, 1942) voire à plus de 2.600 m (RICHARD et PAUTOU, 1982) dans le Valais. Notons, toutefois, que diverses races ont été décrites pour le Mélèze des Alpes en relation avec des biotopes particuliers; citons, par exemple, le Mélèze du Briançonnais qui se distingue sûrement de celui d'Autriche (tout au moins de celui de basse altitude, au-dessous de 1.200 m) par ses graines beaucoup plus grosses (BOUVAREL et LEMOINE, 1958). Cette question des races du Mélèze revêt une importance capitale en foresterie car, comme l'a fort bien exprimé J. PARDE (1957), «planter en plaine une race de haute montagne est un non-sens qui... a été à l'origine de graves mécomptes», «chacune des races étant adaptée aux conditions écologiques qui sont les siennes...».

## B — CLIMAT DU SOL

Nous avons déjà vu, en début d'article, la nécessité pour le Mélèze d'une bonne aération du sol. Notons que le fait que cette essence se montre «très sensible au défaut d'oxygène dans le sol» (SCHAEFFER, 1936) peut s'expliquer par son

tempérament même d'espèce à forte transpiration, entraînant un fonctionnement très actif des racines et, par conséquent, une consommation d'oxygène importante.

Deux autres facteurs, la température et l'humidité du sol, interviennent de façon prépondérante dans de nombreux phénomènes régissant la bonne croissance des plantes et particulièrement des essences forestières.

## Température du sol

La température du sol joue un rôle fondamental dans la durée de la période de végétation qui s'interrompt obligatoirement quand l'eau disponible pour les plantes gèle dans le sol et qui ne peut reprendre qu'au dégel. Entre temps, si les conditions climatiques extérieures favorisent la transpiration, les plantes sont alors soumises à la «sécheresse physiologique» (aucun approvisionnement en eau possible à partir du sol gelé). Ainsi, selon W. TRANQUILLINI (1967), les dommages par dessiccation qui se produisent à la fin de l'hiver pour la raison qui vient d'être évoquée, joints à un raccourcissement de plus en plus important de la période de végétation avec l'altitude, interviennent de façon décisive dans la rapide diminution en hauteur des arbres dans la zone de combat et dans la limite supérieure d'existence des arbres elle-même. D'autre part, de la température du sol dépendent aussi de nombreuses manifestations vitales fort importantes comme la germination des semences, la croissance des racines, la respiration des racines, l'absorption de l'eau, comme nous venons de le voir, mais également des matières nutritives qui y sont liées, l'existence et la prolifération des champignons des mycorrhizes et la vie des bactéries (AULITZKY, 1961). Remarquons qu'à l'opposé du gel, on a constaté en haute montagne, à la surface du sol, des températures très élevées en été qui peuvent, en particulier, mettre en péril la survie des plantules. H. KRONFUSS (1972) a observé, dans le Tyrol et à l'étage subalpin, qu'il n'est pas du tout exceptionnel de noter des températures de la surface du sol comprises entre 40°C et 60°C et que celles-ci atteignent parfois, mais beaucoup plus occasionnellement, 65°C, 70°C et même 75°C ! Et, pour la même région, H. TURNER (1958 et 1970) indique une température maximale de 79 à 80°C !! (4).

## Humidité du sol

L'humidité du sol joue aussi un rôle capital dans la distribution des essences et particulièrement du Mélèze qui, comme il a déjà été dit plus haut, a besoin d'un sol frais pour satisfaire son tempérament d'essence à forte transpiration. Soulignons, ici, toute l'importance des réserves en eau du sol dans les régions à pluviosité déficiente; dans ce cas, comme on le dit parfois : «l'eau édaphique peut remplacer l'eau climatique», ou encore : «un bon «climat de sol» peut, dans une certaine mesure, racheter un climat aérien défavorable» (SCHAEFFER, 1936).

(3) Au sujet de la résistance du Mélèze aux vents froids et secs des hautes altitudes, P. BUFFAULT écrivait, des 1908, pour le Briançonnais : «Les Mélèzes du Janus sont bien exposés à la terrible lombardie, sèche et glacée, et ceux de la Guisane aux vents, moins violents mais encore fort froids, du Gailher et du Lauterel». Remarquons cependant, à ce propos, que certains auteurs (MA THIEU, 1877; BROUILLARD, 1908 m BUFFAULT, 1937) ont émis un avis différent, voire presque contraire.

(4) Prenons que cette température, prise à 1 cm de profondeur, concerne un sol de coultre foncé, complètement desséché et situé sur une pente de 35° exposée au SW.

## II — PERSPECTIVES D'ÉTUDE DE LA BIOCLIMATOLOGIE DU MÊLÈZE

### 1 — LOCALISATION DES STATIONS SUSCEPTIBLES D'ÊTRE ÉTUDIÉES

«Le Mélèze, essence continentale de pleine lumière qui affectionne une atmosphère sèche, domine surtout à l'étage subalpin mais descend, assez fréquemment, à des altitudes inférieures pour coloniser les terrains libres dans des zones où le climat général est assez différent de celui où il est à son optimum» (SANDOZ et BARBERO, 1974). Ainsi, est-il nécessaire que l'étude bioclimatique du Mélèze déborde les limites de l'étage subalpin et il paraît très opportun et intéressant d'établir une suite de stations écologiques depuis l'étage montagnard jusque dans l'étage subalpin supérieur et, même, à la base de l'étage alpin pour apprécier l'importance de la limite climatique entre ces deux derniers étages (voir Fig. 2).

Le choix des stations d'étude doit se faire, bien sûr en fonction de critères phytosociologiques (pour les Alpes du Sud, cf. entre autres, les travaux de : CADEL et GILOT, 1963; LAVAGNE, 1964; LACOSTE, 1965 et 1975, OZEN-DA, 1966 et 1981, SANDOZ et BARBERO, 1974) et selon un gradient altitudinal. Mais, au sujet du rôle phytosociologique joué par le Mélèze, quelques précisions s'imposent. Actuellement, si certains auteurs attribuent à cet arbre une valeur phytosociologique précise leur permettant de définir une association végétale particulière au Mélèze, la plupart considèrent au contraire que cette essence, qui s'installe dans les milieux les plus variés, peut constituer des «unités physionomiques», des «variantes à *Larix*» mais nullement de véritables associations. Ph. DUCHAUFOR (1952) explique cet état de fait par le tempérament même du Mélèze «un colonisateur, un «occupateur de places vides» qui ne peut lutter contre la concurrence, ni en surface (pelouse), ni en profondeur (Fruiteuse - Lande), d'une association stable ayant subi une évolution prolongée... C'est aussi l'essence caractéristique des phases de transition, des états intermédiaires instables... Cette essence n'a donc pas d'«association» qui la caractérise». Ainsi, le Mélèze confère aux peuplements qu'il constitue, aux Mélézeins, une certaine unité physionomique qu'il ne faut donc pas assimiler à une unité phytosociologique.

Il serait donc particulièrement intéressant de choisir, dans la zone d'extension altitudinale des Mélézeins, quelques «maillons» des différentes chaînes évolutives, établies chacune à partir de la colonisation par le Mélèze d'un biotope déterminé, et d'en définir les divers paramètres écologiques, notamment ceux que nous avons passés en revue (N.B. d'après ce qui vient d'être dit, les «maillons» retenus recouvriraient, évidemment, des groupements phytosociologiques différents).

En outre, en dessus de la limite supérieure de la forêt (Timberline des auteurs de langue anglaise et Waldgrenze des auteurs de langue allemande), il serait également des plus utiles de connaître les conditions écologiques, et notamment microclimatiques, qui règnent dans la zone de combat (Timberline ecotone = Kampfzone) tout d'abord entre la limite de la forêt et la limite des arbres (Treeline = Baumgrenze), et, au-dessus, jusqu'à la limite du bois tortu (Krummholz limit). Au-dessus encore, dans la frange des arbrisseaux nains, et enfin, même à la base de l'étage alpin, la connaissance des conditions du climat offrirait aussi un grand intérêt car elle permettrait, par comparaison avec les données enregistrées immédiatement au-dessous, de mesurer l'ampleur de la dégradation climatique qui se manifeste par la disparition totale des arbres, y compris sous leur forme rabougne.

### 2 — PRÉCISIONS CONCERNANT L'ENREGISTREMENT DE CERTAINES DONNÉES MICROCLIMATIQUES

A la lumière des recherches effectuées notamment en Autriche et en Suisse et selon ma propre expérience dans ce domaine, il me semble utile d'apporter quelques précisions concernant l'enregistrement de certaines données microclimatiques.

En ce qui concerne la température de l'air, et en raison de l'assez forte ventilation régnant en haute montagne, sa valeur à 2 m de hauteur, ou même à 1,50 m ne donne qu'une idée très imprécise des conditions réelles de la zone proche du sol où vivent semis et arbres de jeune âge et où se produisent de grands contrastes microclimatiques. Ainsi, pour avoir le meilleur reflet du microclimat de la station, on a intérêt à enregistrer la température entre 40 cm et 70 cm au-dessus de la surface du sol. Dans quelques stations, il est cependant utile de connaître les données à hauteur conventionnelle pour effectuer des comparaisons avec le réseau de la Météorologie Nationale.

Pour la température du sol, étant donné l'importance des conditions thermiques de la surface même et de celles du sol lui-même, l'installation de capteurs placés à 1 cm, à 10 cm, voire à 50 cm de profondeur est donc très souhaitable pour chaque station. En relation avec ce problème, il serait aussi nécessaire de connaître l'épaisseur, la régularité et la durée du manteau neigeux susceptible de s'opposer à un gel profond du sol et, par là même, d'éviter l'interruption de l'approvisionnement en eau.

En ce qui concerne la pluviosité, tout comme pour la température, il a été démontré (PRUTZER, 1967) que les résultats obtenus à 2 m de hauteur ne donnent qu'une valeur approximative des précipitations offertes à la surface du sol (influence du vent). Là, encore, on a donc intérêt à placer les appareils de mesure à proximité du sol afin de déterminer l'«offre entière».

Enfin, pour le vent, les données concernant la zone proche de la surface du sol sont des plus intéressantes à connaître. On peut donc, par exemple, effectuer des mesures à 50 cm de hauteur, ce qui n'empêche pas, évidemment, d'en faire aussi, dans certaines stations, à 3 m et même à 10 m au-dessus du sol.

## CONCLUSION

La stratégie d'étude qui vient d'être proposée pour le Mélèze doit absolument prendre en considération l'existence de diverses races. Elle peut, parallèlement, être appliquée aux autres essences caractéristiques de l'étage subalpin des Alpes et principalement au Pin cembro (*Pinus cembra* L.), au Pin à crochets (*Pinus uncinata* Ramond) et au Pin mugho (*Pinus mughus* Scopoli - N.B. : pour la justification de l'emploi de ce binôme, voir, en particulier, SANDOZ, 1982). La synthèse des données obtenues par cette méthode permettrait, assurément, de compléter de façon importante nos connaissances sur ces différentes essences subalpines, de mieux comprendre leur «tempérament» et donc de mieux les utiliser, notamment dans le cadre de la reforestation de la haute montagne alpestre.

# Addendum

Certains lecteurs s'étonneront peut-être de l'utilisation préférentielle du binôme *Larix europaea* DC., contrairement à beaucoup d'auteurs modernes qui emploient celui de *Larix decidua* Mill., mis d'ailleurs en équivalence ici. Mais, à ce sujet, mon opinion est claire. Le but de la nomenclature botanique doit être de nommer les plantes sans ambiguïté tout en faisant preuve de bon sens, comme l'a souvent préconisé l'illustre Botaniste Henri GAUSSEN. Parmi les Systématiciens, ceux qui veulent imposer le changement d'appellations non litigieuses et couramment employées pour diverses plantes, uniquement pour respecter les règles, devraient considérer le contexte à partir duquel a été établie la dénomination de chacune d'elles et ils s'apercevraient, alors, que la transgression du Code de nomenclature peut être parfois plus fructueuse pour la Science que son application aveugle ! « Les règles n'ont rien à faire contre le bon sens » écrivait H GAUSSEN, dès 1934.

C'est dans son célèbre « Dictionnaire des Jardiniers » (huitième édition originale anglaise, de 1768, traduite et éditée en français en 1975) que Philip MILLER a proposé de nommer « *Larix decidua* », le Mélèze d'Europe, faisant ainsi allusion au fait que cet arbre « perd ses feuilles » chaque année ; cette appellation pouvait à la rigueur se concevoir dans la mesure où MILLER incluait dans le genre *Larix* — à côté, toutefois, d'un « *Larix Chinesus* », également à feuilles caduques — le Cèdre du Liban (« *Larix cedrus* ») qui lui, au contraire, possède des feuilles pérennantes. Mais, à partir du moment où, dans le système de classification qui a prévalu, cette dernière espèce a été rangée dans le genre *Cedrus* qui est autonome, le binôme *Larix decidua* est devenu inadéquat pour désigner exclusivement le Mélèze d'Europe, d'autant plus que toutes les espèces appartenant au genre *Larix* ont des feuilles décidues. Ce binôme s'est donc trouvé avantageusement remplacé par celui de *Larix europaea* (allusion à l'aire de ce Mélèze) proposé dans la « Flore française » de DE LAMARCK et DE CANDOLLE (1805) (5). Cette nouvelle appellation, de surcroît probablement la plus usuelle, est celle qui a été retenue par H. GAUSSEN (1950) dans sa liste de « *Nomina conservanda* », en accord avec celle de la « Forestry Commission » de Grande-Bretagne.

Lorsqu'il existe une « expression comprise de tout le monde de la même façon et sans ambiguïté », ce qui est parfaitement le cas pour *Larix europaea* DC., « le but » de la nomenclature « est atteint et chercher à appliquer des règles fautes pour d'autres circonstances est nuisible » (GAUSSEN, 1934). Ce binôme, qui, en outre, a reçu l'agrément des Forestiers, est donc bien celui qu'il faut retenir de préférence sans vouloir, à tout prix, « par obéissance aux règles sacro-saintes » de la nomenclature dont « le naturaliste devient esclave » (GAUSSEN, *op. cit.*), lui en substituer un autre moins justifié. Toutefois, par le simple fait de l'application de la règle donnant la priorité au nom le plus ancien, même s'il n'est pas le plus usuel, le binôme *Larix decidua* Mill. a connu un certain regain d'utilisation et c'est la raison pour laquelle il est cependant mis clairement en équivalence avec *Larix europaea* DC., ici.

## BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- AULITZKY (H.), 1961. — Die Bodentemperatur in der Kampzone oberhalb der Waldgrenze und im subalpinen Zirben-Lärchenwald. In : Ökologische Untersuchungen in der subalpinen Stufe zum Zwecke der Hochlagenaufforstung. Teil. I. Mitt. Forstl. Bundes-Versuchsanst. (Mariabrunn) 59 : 153-208.
- BOUVAREL (P.) et LEMOINE (M.), 1958. — Races de Mélèze et grosceur des graines. *Rev. forest. française* (Nancy) 10 (5) : 348-350.
- BUFFAULT (P.), 1908. — Notes sur les Mélèzes briannonnaises. *Rev. Eaux Forêts* (Paris) 47 (n° Septembre) : 545-552 et (n° Octobre) : 577-592.
- BUFFAULT (P.), 1937. — Au sujet du Mélèze. *Rev. Eaux Forêts* (Paris) 75 (n° Septembre - Octobre) : 795-803.

- CADEL (G.) et GILOT (J.-Cl.), 1963. — Feuille de Brancçon (XXXV-36) *Doc. Carte Vég. Alpes* (Univ. Grenoble) 1 : 91-140.
- DUCHAUFOR (Ph.), 1952. — Études sur l'Écologie et la Sylviculture du Mélèze (*Larix europaea* DC.). Pédologie et facteurs biotiques. *Ann. Éc. nat. Eaux Forêts Station Rech. Expér.* (Nancy) 13 (1) : 133-203.
- FOURCHY (P.), 1952. — Études sur l'Écologie et la Sylviculture du Mélèze (*Larix europaea* DC.). Écologie du Mélèze particulièrement dans les Alpes françaises. *Ann. Éc. nat. Eaux Forêts Station Rech. Expér.* (Nancy) 13 (1) : 1-132.
- GAUSSEN (H.), 1934. — Nomenclature, règles, vocabulaire. *Bull. Soc. Hist. Nat.* (Toulouse) 66 : 27-32.
- GAUSSEN (H.), 1950. — De quoi s'agit-il ? Les noms scientifiques et le bon sens. *Rev. forest. française* (Nancy) 2 (1) : 8-16.
- HESS (E.), 1942. — Études sur la répartition du Mélèze en Suisse. *Suppl. organes Soc. forest. Suisse* (Imp. Buchler & Cie, Berne) n°20 : 1-80.
- KRONFUSS (H.), 1972. — Kleinklimatische Vergleichsmessungen an zwei subalpinen Standorten. *Mitt. Forstl. Bundes-Versuchsanst.* (Wien) 96 : 159-176.
- LACOSTE (A.), 1965. — Étude phytosociologique des forêts de Mélèzes dans les Alpes maritimes ; leurs relations avec les pelouses mésophiles subalpines et les Rhododendres. *Rev. gén. Bot.* (Paris) 72 (n° 857) : 603-614.
- LACOSTE (A.), 1975. — La végétation de l'étage subalpin du bassin supérieur de la Tinée (Alpes-Maritimes). Application de l'analyse multidimensionnelle aux données floristiques. *Phytocoenologia* (Stuttgart-Lehre) 3 (1) : 83-122 et 3 (2/3) : 123-345.
- LAMARCK (DE) et CANDOLLE (DE), 1815. — *Flore française*. Troisième édition. Tome troisième. *Larix* : 276-277. Desray éd., Paris. N.B. : Même édition que celle de 1805 augmentée du Tome V ou sixième Volume.
- LAVAGNE (A.), 1964. — Le Mélèze dans la vallée de l'Ubaye (Basses-Alpes). Ses groupements naturels. Le phénomène « per descensum ». *Ann. Sci. forest.* (Nancy), 21 (4) : 483-524.
- LEROY (R.), 1946. — Les forêts de la vallée de la Tinée (Étude de géographie forestière). *Rev. Géogr. alpine* (Grenoble) 34 : 171-241.
- MATHIEU (A.), 1887. — *Flore forestière*. Éd. 3. Berger-Levrault et Cie, Paris : 618 p. (*Larix* : 485-493).
- MILLER (Ph.), 1785. — *Dictionnaire des Jardiniers*. Huitième édition. Tome quatrième. *Larix* : 342-353. Guillot éd., Paris. N.B. : La version originale anglaise date de 1768.
- OZENDA (P.), 1966. — Perspectives nouvelles pour l'étude phytogéographique des Alpes du Sud. *Doc. Carte Vég. Alpes* (Univ. Sci. et Médic. Grenoble) 4 : 198 p.
- OZENDA (P.), 1981. — Végétation des Alpes Sud-Occidentales. Notice détaillée des feuilles 60 Gap - 61 Larche - 67 Digne - 68 Nice - 75 Antibes. *Carte de la Végétation de la France au 200.000*. Éd. C.N.R.S. Paris : 258 p.
- PARDÉ (J.), 1957. — Plaidoyer pour le Mélèze. *Rev. forest française* (Nancy) 9 (8-9) : 634-651.
- PLESNIK (P.), 1973. — La limite supérieure de la forêt dans les Hautes Tatras. *Arct. Alp. Res.* (Univ. of Colorado) 5 (n°3, part 2) : A37-A44.
- PRUTZER (E.), 1967. — Die Niederschlagsverhältnisse an der Waldgrenze. In : Ökologie der alpinen Waldgrenze (Symposium — Innsbruck : März, 1966). *Mitt. Forstl. Bundes-Versuchsanst.* (Wien) 75 : 173-205.
- RICHARD (L.) et PAUTOU (G.), 1982. — Alpes du Nord et Jura méridional. Notice détaillée des feuilles 48 Annecy - 54 Grenoble. *Carte de la végétation de la France au 200.000*. Éd. C.N.R.S. Paris : 316 p.

(5) Il s'agit de la troisième édition de cette « Flore française » qui fut presque entièrement réécrite par DE CANDOLLE (cf. STAFLEU et COWAN, 1976).

- SANDOZ (H.), 1982. — Le complexe des Pins dits «de montagne». Analyse historique des principaux binômes utilisés : *Pinus montana* Miller, *Pinus mugo* Turra, *Pinus mugho* Scopoli, *Pinus pumilio* Haenke et *Pinus uncinata* Ramond. *Rev. gén. Bot.* (Paris), 89 : 121-129.
- SANDOZ (H.) et BARBERO (M.), 1974. — Les Fruticées à *Rhododendron ferrugineum* et *Juniperus nana* et les Mélèzes des Alpes maritimes et ligures. *Rev. Biol. Écol. méditerran.* (Édit. Univ. Provence, Aix-Marseille) 1 (3) : 63-95.
- SCHAEFFER (L.), 1936. — Le problème du Mélèze. *Rev. Eaux Forêts* (Paris) 74 (n° mars) : 224-239.
- STAFLEU (F.A.) et COWAN (R.S.), 1976. — *Taxonomic literature*. A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types. Volume I : A - G. Second edition. Candolle, Augustin Pyramus de : 438-452. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht.
- TRANQUILLINI (W.), 1967. — Über die physiologischen Ursachen der Wald- und Baumgrenze. In : *Ökologie der alpinen Waldgrenze* (Symposion - Innsbruck : März, 1966). *Mitt. Forstl. Bundes-Versuchsanst. (Wien)* 75 : 457-487.
- TSCHERMAK (L.), 1935. — Die natürliche Verbreitung der Lärche in den Ostalpen. *Mitt. Forstl. Versuchswes. Österr.* (Wien) 43 : 361 p.
- TURNER (H.), 1958. — Maximaltemperaturen oberflächennaher Bodenschichten an der alpinen Waldgrenze. *Wetter und Leben*, 10 (1-2) : 1-12.
- TURNER (H.), 1966. — Die globale Hangbestrahlung als Standortsfaktor bei Aufforstungen in der subalpinen Stufe (Stallberg im Döschental, Kt. Graubünden). *Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswes.* 42 (3) : 109-168.
- TURNER (H.), 1970. — Grundzüge der Hochgebirgsklimatologie. In : *Die Welt der Alpen*. Innsbruck · Pinguin-Frankfurt : Umschau, pp. 170-182.

## SUCCESSIONS ÉCOLOGIQUES DANS LES TOURBIÈRES : LE PEUPLEMENT DE ROTIFÈRES DU LAC-TOURBIÈRE DE CHAMBEDAZE (Puy-de-Dôme, FRANCE)\*

par André-Jean FRANCEZ

INRA, Station d'Agronomie, 12 avenue du Brézet - 63100 CLERMONT-FERRAND

MOTS-CLÉS : Succession - Peuplement - Tourbière - Rotifères  
-Bas-marais - Haut-marais - Massif central.

KEY-WORDS : Succession - Community - Peat-bog - Rotifers - Fen  
-Raised bog - French Massif central.

### RÉSUMÉ (Travail original)

Le peuplement de Rotifères des différents stades évolutifs choisis le long du gradient d'assèchement et d'acidité croissants du lac-tourbière de Chambedaze (Massif central français) s'organise en communautés typiques d'une succession écologique. L'évolution des paramètres de richesse et de diversité spécifiques, d'abondance et de biomasse est particulièrement analysée. Les résultats obtenus sont discutés dans le cadre de la dynamique de la tourbière et de ses potentialités de régénération.

### SUMMARY (Original scientific paper)

*Ecological succession in the peat-bog ecosystem : the Rotifer community of the Chambedaze peat-bog lake (Puy-de-Dôme, France)*

The Rotifer communities of the different evolutive stages of the Chambedaze peat-bog lake (French Massif central) are organized, along the acidification and draining transect, in a typical succession. The variations of the specific richness and diversity and the fluctuations of abundance and biomass are analyzed. The results are discussed in the context of the peat-bog dynamics. A global interpretation of the peat-bog successional phenomenon including the regeneration potentialities is added.

### INTRODUCTION

Depuis longtemps il est admis que le développement de la tourbière et l'accumulation de tourbe résultent d'un processus successional dont les grandes étapes sont suffisamment typées, des points de vue phytosociologique et physicochimique, pour être décrits. Il semble que l'on puisse attribuer à WEBER (1908, in KULCZYŃSKI, 1949) la première définition de stades successionnels de l'activité turfigène telle qu'elle est encore utilisée de nos jours (bas marais ► bas-marais de transition ► haut-marais).

Lorsque la tourbière s'édifie à partir d'une dépression lacustre (lac-tourbière), le comblement de celle-ci par la végétation turficole favorise la coexistence séquentielle des différentes phases de formation qui marquent l'acidification et l'assèchement progressifs du milieu. Cette séquence végétale a été décrite dans le Massif central (Monts Dore essentiellement) dès le début du siècle (BRUYANT, 1913 ; BRAUN-BLANQUET & DENIS, 1926 ; ALLORGE & DENIS, 1927 ; CHASSAGNE & DENIS, 1927 ; BATISSE, 1930 ; LEMÉE, 1945). Plus récemment, la dynamique de la tourbière a été étudiée dans les Monts du Forez par THEBAUD (1983) et dans le Cézalier par MOLLET *et al.* (1985).

Les Rotifères se répartissant dans le lac-tourbière en groupements caractéristiques selon la disponibilité hydrique du milieu (FRANCEZ & DEVAUX, 1985), il apparaissait logique d'envisager, dans le cadre théorique des successions écologiques, l'étude structurale de leurs peuplements le long du gradient d'humidité décroissante débutant avec la phase pionnière de colonisation (zone littorale de lac) et s'achevant avec le stade ultime de formation (haut-marais évolué).

Le modèle proposé par MARGALEFF (1968) et ODUM (1969, 1971) définit la succession comme un processus dans lequel l'accumulation d'information confère à l'écosystème un affranchissement croissant à l'égard des fluctuations du milieu. Cette évolution se caractérise notamment par (cf. ODUM, 1969) :

- une augmentation de la diversité spécifique (au moins au cours des premiers stades), de la stabilité, de la biomasse et de la taille des organismes ;
- une diminution du taux d'énergie nécessaire au maintien en vie d'une même quantité de matière ;
- une substitution de cycles biologiques courts et simples par des cycles longs et complexes.

Diverses critiques ont été formulées à l'encontre de ce modèle et du mécanisme successional proposé (cf. par ex., DRURY & NISBET, 1973 ; CONNELL & SLATYER,

\* (Reçu le 14 mars 1986, Accepté le 16 septembre 1986)

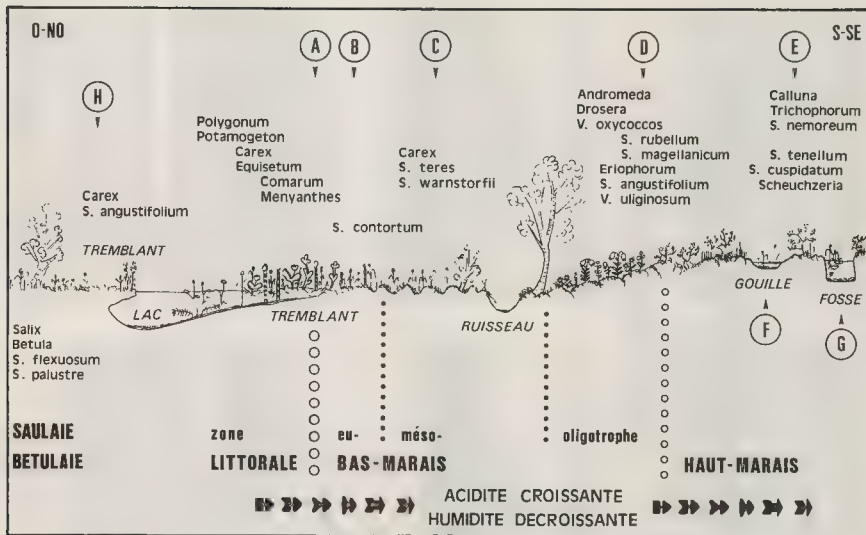


FIG. 1. — Transect schématique (Ouest-Nord Ouest/Sud-Sud Est) du lac-tourbière de Chambedaze.

(A: *Caricion lasiocarpae*; B: *Scorpidio-Caricetum limosae*; C: *Sphagno-Tomenthypnion*; D: *Sphagnetum magellanicum typicum*; E: *Sphagnetum magellanicum trichophoretosum*; F: *Scheuzerietum*, G: *Drepanocladetum fluitantis*; H: *Caricion canescenti fuscae*).

1977), le problème de la diversité-stabilité constituant sans nul doute l'aspect le plus controversé (cf. par ex. HORN, 1974; MAY, 1974; ORIAN, 1974; CANCELA DA FONSECA, 1984; VIEIRA DASILVA, 1979, pour les différentes significations du concept de stabilité). L'analogie entre système cybernétique et système écologique a été remise en cause par ENGELBERG & BOYARSKI (1979) mais cette hypothèse a aussi été approfondie par GUTIERREZ & FEY (1975) ainsi que par FRONTIER (1977).

Compte-tenu d'une part, de l'absence de modèle global satisfaisant (pour une revue détaillée de cette question, cf. LEPART & ESCARRE, 1983; voir aussi PICKETT, 1976) et compte-tenu d'autre part, de l'existence, à notre connaissance, de publications sur les successions animales dans les tourbières, notre appréhension du phénomène au niveau des Rotifères s'est traduite par la comparaison, en fonction des différentes étapes de la succession végétale, de l'organisation de leurs peuplements, ce type d'investigation s'avérant fondamental pour la compréhension de la structure et du fonctionnement de l'écosystème (BARBAULT, 1980, 1981). Cette approche est tout à fait similaire à celle utilisée pour l'étude des peuplements d'Oiseaux des successions forestières (cf. synthèse in BLONDEL, 1979).

Notre travail tentera donc, à la lumière des résultats obtenus dans le lac-tourbière de Chambedaze (Puy-de-Dôme), de caractériser la succession rotiférienne en milieu tourbeux puis, à partir du contexte théorique exposé plus haut, de dégager l'intérêt et les limites d'une telle étude.

## 2 — MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 2.1. Présentation du site

Le lac-tourbière de Chambedaze se situe dans le département du Puy-de-Dôme, à la limite des Monts Dore et du Cévenol, entre les villes de Besse-en-Chandesse et d'Eglise-neuve d'Entraigues, à une altitude de 1.147 m.

Le lac, occupant à l'origine une cuvette surcussée dans le substratum volcanique par les glaciers (GLANGEAUD, 1917), s'est progressivement comblé, après le Würm final (vers -10.000 ans), avec le développement de la végétation turficole pour ne plus occuper aujourd'hui qu'une surface de 5 ha environ sur les 90 initiaux.

### 2.2. Dynamique de la tourbière et stations d'étude

Toutes les phases d'évolution de la tourbière sont bien représentées à Chambedaze et les stations d'étude ont été établies dans les principaux stades successionnels. Nous avons résumé en un transect schématisé les caractéristiques végétales de la dynamique du lac-tourbière de Chambedaze (Fig. 1) que nous décrivons brièvement ci-dessous. Nous renvoyons le lecteur à l'article de MOULET *et al.* (1985) pour des compléments d'information sur la végétation et la physico-chimie.

#### Zone littorale de lac et bas-marais

Quelques plantes aquatiques communes à toutes les eaux stagnantes se rencontrent dans la zone littorale du lac de Chambedaze (*Elodea canadensis*, *Polygonum amphibium*, *Potamogeton natans*). Parmi elles s'installent les plantes pionnières de la tourbière : *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Meyenianthes trifoliata* ainsi que des Cypréacées telles que *Carex lasiocarpa* et (*Caricion lasiocarpae* — station 1).

L'accumulation de ces plantes et l'extension de leurs rhizomes contribuent à la consolidation du tremblant sur lequel se développent les premières Sphaignes (*Sphagnum contortum*) et d'autres Bryophytes (*Calliergonella cuspidata*, *Drepanocladus vernicosus*, *Mnium seligeri*, *Philonotis fontana*, *Scorpidium scorpioides*) typiques du bas-marais eutrophe (*Scorpidio-Caricion limosae*, pH = 6).

C'est avec *Sphagnum teres* et *S. warnstorffii* ainsi que *Tomenhypon nitens* que s'individualise le bas-marais mésotrophe (*Sphagnon-Tomenhypon*, pH = 5 — station 2).

#### Bas-marais oligotrophe et haut-marais acif

Le bas-marais oligotrophe forme une étape charnière dans l'édification de la tourbière. Il s'imbrique avec la phase active du haut-marais. Les associations végétales rencontrées sont le *Sphagnum magellanicum* typicum et le *Caricion canescens fuscae* (station 3, pH = 3-4,5). C'est dans ce stade que l'on localise les plantes les plus connues (*Andromeda polifolia*, *Drosera rotundifolia*, *Eriophorum vaginatum*, *Vaccinium oxycoccos*...). Les Sphaignes sont représentées par *Sphagnum angustifolium*, *S. apiculatum* et *S. magellanicum* et *S. rubellum* précèdent directement *Calluna vulgaris* qui s'installe déjà à ce stade avec *Vaccinium myrtillus*.

#### Haut-marais évolué et faciès de recolonisation

L'évolution de la tourbière est marquée par l'accumulation de tourbe et l'assèchement du milieu. Le haut-marais évolué en constitue la phase ultime de formation (*Sphagnum magellanicum trichophoretosum*, pH < 4 — station 4). Les Mousses les plus caractéristiques sont *Dicranum bergeri*, *Leucobrium glaucum*, *Pleurozium schreberi* et *Polytrichum strictum* qui forment des touffes plus ou moins épaisses parmi la Callune. Quelques Sphaignes du stade d'évolution précédent (*Sphagnum rubellum* et *S. magellanicum*) subsistent à côté de *S. nemoreum* typique de ce haut-marais.

Sur la tourbe nue, *Sphagnum tenellum* se mêle à *Myrica anomala* (*Sphagnetum fenellei*) pour «citrasser» ces complexes d'érosion.

L'unique fosse de tourbage (station 1'), anciennement creusée pour l'exploitation de la tourbe, est recolonisée par *Sphagnum cuspidatum* et *Drepanocladus fluitans* (*Drepanocladetum fluitantis*, pH = 3-4).

Les goulles du haut-marais (plaques ± étendues) se caractérisent essentiellement par l'implantation du *Scheuchzeria palustris* qui évolue vers le *Sphagnetum magellanicum typicum*.

### 2.3. Échantillonnage et traitement des données

Nous avons effectué, du mois de juin au mois d'octobre 1981, 24 prélèvements dans les 3 faciès sphaignés (stations 2, 3 et 4) ainsi que 16 prélèvements d'eau dans les faciès à dominante aquatique (stations 1 et 1').

Les échantillons de Sphaignes sont obtenus par regroupement de 5 petites prises, de surface connue, prélevées aux sommets et au centre d'un carré d'un m<sup>2</sup> environ : on extrait ainsi dans tous les cas au moins 50 ml d'eau d'imbibition. Ce procédé est tout à fait adapté aux Rotifères et représente un compromis intéressant pour l'étude globale de la microfaune (cf. FRANCEZ, 1986).

En ce qui concerne la zone littorale de lac et la fosse de tourbage, cinq litres d'eau sont récoltés, à l'aide d'une louche (surface connue), dans la couche superficielle parmi la végétation.

Dans les 2 types de manipulations, l'eau récupérée est filtrée sur maille à blutter (vide de maille = 55 µm). Les résultats sont ramenés au m<sup>2</sup> (pour le détail du choix de ces options techniques, cf. FRANCEZ, soumis à publication).

La diversité spécifique a été calculée au moyen de l'indice

informatique de SHANNON & WEAVER (1949) :

$$H' = - \sum \frac{p_i}{N} \log_2 \frac{p_i}{N}$$

appliqué aux biomasses évaluées selon la méthode de RUTTEN-KOLISKO (1977) et dans lequel  $n_i$  représente l'abondance de la  $i$ ème espèce. La diversité relative  $J'$  est le rapport de la diversité observée à la diversité théorique maximale ( $J' = H' \alpha / \text{obs.} / \log_2 S$ ,  $S$  étant la richesse spécifique du milieu)

La similitude entre deux peuplements est mesurée avec l'indice  $H'\beta = H'\alpha_{12} - 0,5 (H'\alpha_1 + H'\alpha_2)$ . Il est égal à 0 lorsque les deux peuplements sont identiques et à 1 lorsque la dissemblance est maximale

La diversité «sectorielle» (BLONDEL, 1979) :

$H\beta = H'\alpha_{1234}$  correspond au cumul progressif des  $H'\alpha$  de chacun des stades de la succession.

Comme BLONDEL (1979) le suggère, nous avons estimé le gain en «équivalents-espèces» accumulées le long du gradient tourbeux à partir des valeurs barycentriques (centre de gravité) obtenues pour chacun des peuplements :

$Sg = 1d_1 + 2d_2 + 3d_3 + \dots + nd_n / \sum d_i$ , formule dans laquelle  $d$  représente la biomasse des espèces 1, 2, 3, ..., n, classées elles-mêmes en fonction de leur ordre d'apparition dans le gradient ; la perte  $Sp$  en «équivalents-espèces» est alors égale à  $Sg$  moins le centre de gravité de l'ensemble des biotopes précédant celui pour lequel on chiffre la valeur  $Sp$ .

Les fluctuations d'abondance et de biomasse sont comparées grâce aux calculs du coefficient de variation  $C = 100 \times \text{écart-type} / \text{moyenne}$  et du rapport de l'écart ( $X_{\text{max}} - X_{\text{min}}$ ) à la valeur maximale observée au cours du cycle saisonnier.

Plutôt que de chercher à ajuster aux diagrammes rang-fréquence obtenus l'un des nombreux modèles mathématiques

existants, nous avons préféré utiliser le descripteur  $R$  de BOURNAUD *et al.* (1983) défini comme le rapport de la diversité observée sur la diversité du peuplement de référence (modèle de Mac ARTHUR) donnée par les tables de LLOYD & GHELARDI (1964) soit  $R = H'_S / M'_S$ .

### 3 — RÉSULTATS

On constate, au cours des trois premiers stades de la succession, une augmentation de la richesse et de la diversité spécifiques ; la valeur maximale de ces deux paramètres est atteinte dans le bas-marais oligotrophe/haut-marais actif (Tabl. 1). Dans le haut-marais évolué, la diversité relative est sensiblement la même que dans ce dernier : l'utilisation des niches écologiques est la plus forte dans ces deux faciès (cf. BOURNAUD, 1980). L'indice  $J'$  retombe à 0,53 dans la fosse de tourbage (perturbations de structure).

Les faciès à dominante aquatique, avec des richesses et des diversités faibles ainsi que de fortes amplitudes d'abondance et de biomasse, forment des stades pionniers typiques. En dépit d'une composition faunistique fort éloignée (cf. annexe), la zone littorale de lac et la fosse de tourbage présentent des structures similaires (Fig. 2). Toutefois dans la seconde, la biomasse et l'abondance moyennes sont plus élevées.

La dominance s'atténue au fur et à mesure de l'évolution de la tourbière, au moins du stade 1 au stade 3, mais elle reste toujours plus forte. De plus, la distribution des Rotifères, le long du gradient tourbeux, se rapproche du modèle de Mac ARTHUR même si elle en demeure encore assez éloignée dans sa phase ultime (cf. variations de  $R$  - Fig. 2).

TABLEAU I

Caractéristiques des peuplements de Rotifères le long de la succession écologique tourbeuse à Chambadeze

| Stations                                               | 1 : Zone littorale de lac | 2 : Bas-marais mésotrophe | 3 : Bas-marais oligotrophe | 4 : Haut-marais évolué | 1' : Fosse de tourbage |
|--------------------------------------------------------|---------------------------|---------------------------|----------------------------|------------------------|------------------------|
| Richesse spécifique S                                  | 13                        | 17                        | 35                         | 12                     | 12                     |
| Diversité spécifique $H'\alpha$                        | 1,75                      | 2,37                      | 3,61                       | 2,41                   | 1,91                   |
| Diversité relative $J'$                                | 0,47                      | 0,58                      | 0,70                       | 0,67                   | 0,53                   |
| Taille moyenne des espèces ( $\mu\text{m}$ )           | 197,85                    | 258,82                    | 199,91                     | 282,08                 | 218,50                 |
| — Bdelloïdes                                           | 450,00                    | 290,18                    | 328,50                     | 319,50                 | 462,50                 |
| — Monogonontes                                         | 173,83                    | 185,60                    | 148,04                     | 95,00                  | 169,70                 |
| Abondance                                              |                           |                           |                            |                        |                        |
| — moyenne (ind. $\text{m}^{-2}$ )                      | 149                       | 82.400                    | 71.038                     | 29 125                 | 1.377                  |
| — coef. variation C                                    | 141,89                    | 52,74                     | 32,89                      | 51,95                  | 142,56                 |
| — $(N_{\text{max}} - N_{\text{min}}) / N_{\text{max}}$ | 1,00                      | 0,87                      | 0,64                       | 0,79                   | 1,00                   |
| Biomasse                                               |                           |                           |                            |                        |                        |
| — moyenne (mg. $\text{m}^{-2}$ )                       | 0,25                      | 58,03                     | 43,79                      | 29,74                  | 0,82                   |
| — coef. variation C                                    | 141,25                    | 56,28                     | 35,11                      | 58,00                  | 137,90                 |
| — $(B_{\text{max}} - B_{\text{min}}) / B_{\text{max}}$ | 1,00                      | 0,90                      | 0,65                       | 0,82                   | 1,00                   |

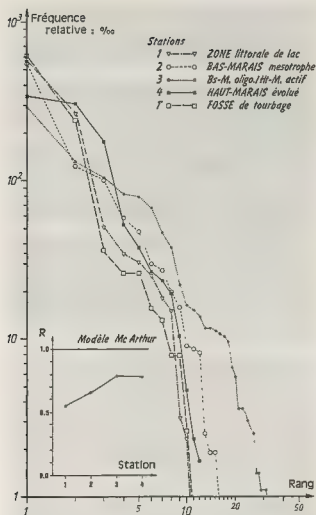


FIG. 2. — Diagrammes rang-fréquence obtenus dans les 5 stations étudiées et variations du paramètre R de BOURNAUD *et al.* (1983) le long de la succession.

La courbe des  $H'_j$  qui représente le nombre de niches réalisées à l'échelle de la tourbière progresse rapidement des stades 1 à 3 puis se stabilise (Fig. 3) : toutes les niches qu'elle contient auraient été recensées (cf. BLONDEL, 1979).

Les fortes valeurs de l'indice de similitude  $H'_\beta$  indiquent une individualisation marquée de chacun des peuplements pour lesquels composition et structure divergent profondément. Les modifications les plus importantes interviennent entre les stades 1 et 2 d'une part, et les stades 3 et 4 d'autre part (Fig. 3). Ce sont donc les peuplements de début et de fin de succession qui apparaissent les plus individualisés.

D'après BLONDEL (1979), les courbes  $S_g$  et  $S_p$  sont une bonne illustration de la complexification croissante de l'organisation des communautés au fur et à mesure du développement de l'écosystème qui, selon MARGALEFF (1968), résulte de l'intégration progressive de l'information apportée par les différentes espèces le long de la succession. En ce sens, le système étudié acquiert, au cours de son développement, beaucoup plus d'information qu'il n'en perd ; l'écart se maximise dans le dernier faciès de la succession (Fig. 4).

L'abondance et la biomasse des Rotifères ainsi que la tailles des Monogonontes décroissent du bas- vers le haut-

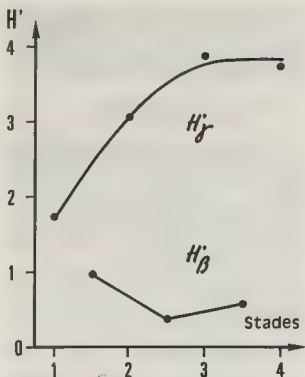


FIG. 3. — Variations de l'indice de similitude «inter-peuplements»  $H'_\beta$  et courbe de diversité  $H'_j$  des peuplements de Rotifères des 4 stades successionnels considérés

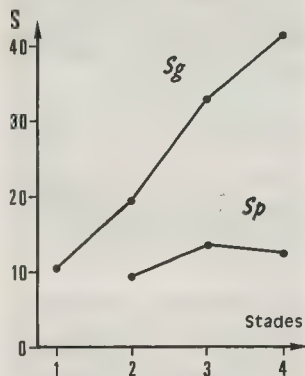


FIG. 4. — Gain  $S_g$  et perte  $S_p$  en «équivalents-espèces» (BLONDEL, 1979) au cours de la succession étudiée.

marais. Mais dans ces biotopes, à l'échelle d'un cycle saisonnier, un accroissement de la diversité s'accompagne d'une augmentation de la biomasse (FRANCEZ, soumis à une publication). D'autre part, un pourcentage similaire de biomasse (82,15 à 89,36 % selon le stade) est assuré par une proportion constante d'espèces (23,08 à 29,41 %).

#### 4 — DISCUSSION

Les variations de la richesse et de la diversité spécifiques ( $S$  et  $H'$ ) sont conformes à un grand nombre d'observations rapportées dans la littérature (ODUM, 1971; DRURY & NISBET, 1973; BLONDEL, 1979; etc...) ou confortent les prédictions de certaines modélisations (cf. par exemple HORN, 1971; GUTIERREZ & FEY, 1975). La baisse enregistrée dans le haut-marais évoluée annonce la sénilité du milieu (HORN, 1974; BLONDEL, 1976); toutefois, ce fait doit être interprété dans le contexte particulier de l'évolution du système tourbeux (cf. *infra*).

Si la réduction des valeurs moyennes d'abondance et de biomasse, dans les faciès sphagneux, apparaît *a priori* contraire à l'hypothèse théorique (ODUM, 1969 & 1971), elle s'explique néanmoins assez logiquement dans le cadre de la dynamique de la tourbière : le gradient hydrique décroissant engendre très probablement, pour les Hydrobiontes que sont les Rotifères, une limitation des densités proportionnelle au degré d'assèchement du milieu.

De même, des expériences récentes permettent d'interpréter la diminution des tailles de Monogonontes lors de la succession des divers stades sphagneux. EPP & LEWIS (1984) ont montré d'une part qu'une moindre taille favorisait une nage plus rapide et STEMBERGER & GILBERT (1985) ont souligné d'autre part que les petites espèces de Rotifères seraient mieux adaptées à un environnement pauvre en nourriture. Une mobilité accrue serait essentiellement bénéfique dans la recherche de celle-ci. On sait aussi que la qualité de la nourriture peut avoir une influence sur la taille des Monogonontes (POURRIOT, 1965 & 1977). Ces facteurs, combinés de leurs comportements locomoteur (reptation) et écopysiologiques (résistance au jeûne, durée de vie...), n'affecteraient que secondairement les Bdelloïdes.

La diminution de l'amplitude des fluctuations d'abondance et de biomasse (avec cependant une remontée dans le haut-marais évoluée) d'une part, et la répartition plus équilibrée des biomasses dans les deux derniers stades successionnels (FRANCEZ, à paraître) démontreraient l'acquisition d'une certaine stabilité-perennité (BLONDEL, 1979).

Les changements structurels qui affectent les peuplements de Rotifères au cours du développement de la tourbière reflètent l'importance des modifications topographiques et physicochimiques survenant lors du processus d'atterrissement et d'édification de la tourbe. Le passage d'un milieu aquatique (stade 1) à un milieu terrestre humide (stade 4) accentue la spécialisation des espèces ayant pour conséquence une faible similitude inter-peuplement (forts indices  $H'/\beta$  - cf. Fig. 3).

Si l'allure de la courbe des  $H'/Y$  (Fig. 3) montre que les quelques espèces communes à tous les faciès et assez fréquentes dans chacun d'eux contribuent, pour une large part, à l'organisation fonctionnelle des peuplements (progression rapide puis plafond de la courbe atteint dès le 3ème stade), en revanche l'analyse de la courbe  $Sg$  (Fig. 4) souligne le rôle essentiel des espèces plus rares, par l'importante quantité d'information qu'elles apportent, dans la complexification du système. Cette capacité à accumuler un grand nombre d'information constituerait une nécessaire composante de la dynamique des peuplements notamment en phase de réorga-

nisation après perturbation (ULANOVICZ, 1979).

Le système tourbière dans lequel perturbations et contraintes constituent une caractéristique fondamentale entretiendrait du point de vue fonctionnel deux catégories d'espèces :

- Les espèces dominantes à tendance généraliste qui, régionalement sont abondantes dans d'autres milieux. Ces espèces joueraient un rôle capital lors de la restructuration des peuplements après perturbation de type imprévisible (garantie de non-disparition du système)

- Les espèces rares qui, par leur nombre, pourrait d'une part, illustrer au moins dans les faciès les plus diversifiés une certaine redondance fonctionnelle (cf. BLANDIN *et al.*, 1976) et, d'autre part, assurer l'ajustement des peuplements aux nouvelles conditions de milieu après perturbation de type prévisible (spécialisation des peuplements au cours du développement de la succession).

La chute dans le haut-marais évolué de quelques-uns des paramètres de structure attesterait des propriétés intrinsèques liées au contexte de formation. Le haut-marais évolué s'autotasse et s'affaisse localement favorisant, dans les creux ainsi formés, la relance de l'activité turfigène (régénération naturelle). Cette potentialité se traduirait par un phénomène d'anticipation dont l'avantage adaptatif conférerait au système une garantie de maintenance (mécanisme aboutissant à l'élaboration d'énormes «lentilles» de tourbe).

Des observations ponctuelles effectuées dans quelques complexes régénérateurs à *Sphagnum cuspidatum* et *S. tenellum* (FRANCEZ, non publié) tendent à démontrer que le peuplement de Rotifères y est presque aussi diversifié ( $H' = 3,40$ ), quoiqu'avec une richesse spécifique moindre ( $S = 21$ ), que celui du bas-marais oligotrophe/haut-marais actif. Ce peuplement présente de plus une composition remarquable : espèces du haut-marais évoluée, espèces spécialistes et espèces ubiquistes. Cet aspect le distingue nettement des peuplements des faciès de recolonisation artificielle, lesquels ne présentent pratiquement aucune espèce commune avec ceux des autres stades de développement (cf. FRANCEZ, 1981).

D'autre part, selon DENSLOW (1980), le nombre d'espèces capables, dans le cas des successions végétales, de coloniser un espace nouvellement ouvert par une perturbation est fonction de la fréquence des tâches créées par celle-ci au sein du système. En d'autres termes, les peuplements de ces faciès seront d'autant plus aptes à une restructuration durable que ces tâches seront abondantes. Par analogie, on peut estimer que la forte diversité des peuplements de Rotifères des complexes régénérateurs est liée à leur fréquence (au moins à Chambedaze où ils sont nombreux) et à leur prévisibilité.

Quoiqu'il en soit, l'alternance de faciès de haut-marais évoluée/complexes régénérateurs provoque au sein des communautés de Rotifères un phénomène de microsuccession intra-climax tel que celui décrit par FORCIER (1975) dans certains écosystèmes forestiers.

#### 5 — CONCLUSION

Les peuplements de Rotifères étudiés le long du gradient physicochimique du lac-tourbière de Chambedaze caractérisent, par leur composition et leur structure propres, chacun des stades de formation de cet écosystème ; ils définissent en ce sens, parallèlement à l'évolution végétale, une succession écologique typique.

Le cadre théorique dans lequel nous avons inscrit ce travail, bien que critiquable à certains égards, nous semble avoir fourni une base féconde à partir de laquelle nous avons pu

dégager quelques unes des particularités de la succession rotiférienne. Les résultats obtenus illustrent un certain nombre de faits déjà décrits dans la littérature et soulignent aussi les limites d'application du modèle compte-tenu du groupe et de l'écosystème étudiés.

Si cette étude, fondée sur les propriétés des communautés plutôt que sur celles des organismes (cf. WHITTAKER & WOODWELL, 1972), constitue une approche essentiellement descriptive, elle n'en demeure pas moins une étape préliminaire nécessaire (cf. LEPART & ESCARRE, 1983), étant entendu que d'autres types d'approches, tels que la comparaison site vierge-site perturbé, s'avèrent capitaux pour la compréhension du mécanisme successional (FRANCEZ, à paraître).

D'autre part, il serait probablement très fructueux d'analyser les divers types de ressources trophiques disponibles ainsi que de préciser le régime alimentaire des Rotifères des tourbières ; en effet, POURRIOT (1983) a montré le rôle de ces facteurs sur les paramètres démographiques de quelques unes des espèces de ce groupe.

C'est en définitive, la synthèse de ces multiples démarches qui doit permettre d'aboutir à une meilleure compréhension du fonctionnement et de l'évolution de l'écosystème et des espèces qui s'y développent (cf. BLONDEL, 1979 ; BARBAULT, 1981 ; LAMOTTE & BLANDIN, 1985).

#### Remerciements

A François GILLET (Phytosociologie, Besançon), Anne-Marie MOLLET (Botanique, Clermont-Ferrand) et Roger POURRIOT (Écologie, Paris), conseillers désintéressés.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ALLORGE (P.) et DENIS (M.), 1927. — Notes sur les complexes végétaux des lacs-tourbières de l'Aubrac (Massif central). *Arch. Bot.*, 1, 17-36.
- BARBAULT (R.), 1980. — L'analyse de l'organisation des peuplements, étape capitale dans l'étude des écosystèmes. *Acta Oecologica*, *Oecol. gener.*, 1, 237-247.
- BARBAULT (R.), 1981. — *Écologie des populations et des peuplements*. Masson, Paris, 200 p.
- BATISSE (M.), 1930. — Végétation et évolution de quelques tourbières montdoréennes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Auvergne*, 16, suppl., 22 p.
- BLANDIN (P.), BARBAULT (R.) et LECORDIER (C.), 1976. — Réflexions sur la notion d'écosystème : le concept de stratégie cénotique. *Bull. Ecol.*, 7, 391-410.
- BLONDEL (J.), 1976. — Stratégies démographiques et successions écologiques. *Bull. Soc. Zool. France*, 101, 695-718.
- BLONDEL (J.), 1979. — *Biogéographie et Écologie*. Masson, Paris, 173 p.
- BOURNAUD (M.), 1980. — *Quelques méthodes de traitements des données en écologie*. Publ. Lab. Biol. anim. et Ecol., Lyon, 104 p.
- BOURNAUD (M.), MAUCET (D.) et CHAVANON (G.), 1983. — Structure des peuplements des macroinvertébrés benthiques en place et en dérive. *Acta Oecologica*, *Oecol. gener.*, 4, 27-42.
- BRAUN-BLANQUET (J.) et DENIS (M.), 1926. — L'évolution de la végétation au lac des Esclauzes (Monts Dore). *Arvernia*, 2, 53-56.
- BRUYANT (Ch.), 1913. — Les tourbières du Massif Mont-Dorien. *Ann. Biol. lacustre*, 6, 339-391.
- CANCELA DA FONSECA (J.P.), 1984. — L'outil statistique en biologie du sol VIII. Diversité et complexité dans les écosystèmes : réflexions sur leur valeur adaptative. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 21, 299-327.
- CHASSAGNE (M.) et DENIS (M.), 1927. — Principales séries dynamiques observées dans la végétation turfo-lacustre des Monts-Dore. *Bull. Soc. Hist. Nat. Auvergne*, 12, 24-33.
- CONNELL (J.H.) et SLATYER (R.O.), 1977. — Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.*, 111, 1119-1144.
- DENSLOW (J.S.), 1980. — Patterns of Plant Species Diversity During Succession Under Different Disturbance Regimes. *Oecologia (Berl.)*, 46, 18-21.
- DRURY (W.H.) et NISBET (I.C.), 1973. — Succession. *J. Arnold Arboretum Harvard Univ.*, 54, 331-368.
- ENGELBERG (J.) et BOYARSKI (L.L.), 1979. — The noncybernetic nature of ecosystems. *Am. Nat.*, 114, 317-324.
- EPP (R.W.) et LEWIS (W.M. Jr), 1984. — Cost and speed of locomotion for rotifers. *Oecologia (Berl.)*, 61, 289-292.
- FORCIER (L.K.), 1975. — Reproductive strategies and the co-occurrence of climax tree species. *Science, U.S.A.*, 189, 808-810.
- FRANCEZ (A.-J.), 1981. — Rotifères de quelques tourbières d'Auvergne. *Ann. Stat. Biol. Besse-en-Chandesse*, 15, 276-287.
- FRANCEZ (A.-J.), 1986. — Sphagnum microfauna in two peat-bogs of the French Massif central. *Suo (Helsinki)*, 37, 1-6.
- FRANCEZ (A.-J.), soumis à publication. — Le peuplement de rotifères de deux lacs-tourbières du Puy-de-Dôme (France).
- FRANCEZ (A.-J.) et DEVAUX (J.), 1985. — Répartition des rotifères dans deux lacs-tourbières du Massif central (France). *Hydrobiologia*, 128, 265-276.
- FRONTIER (S.), 1977. — Réflexions pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Ecol.*, 8, 445-464.
- GLANGEAUD (Ph.), 1917. — Les tourbières, les lacs et les anciens lacs glaciaires du massif volcanique des Monts Dore. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 164, 554-556.
- GUTIÉRREZ (L.T.) et FEY (W.R.), 1975. — Feedback dynamics analysis of secondary successional transients in ecosystems. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 27, 2733-2737.
- KULCZYNSKI (S.), 1949. — Peat Bogs of Polesie. *Mem. Acad. Sci. Cracovie*, 1-356.
- HORN (H.S.), 1971. — *The adaptive geometry of trees*. Princeton Univ. Press Princeton, 144 p.
- HORN (H.S.), 1974. — The ecology of secondary succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5, 25-37.
- LAMOTTE (M.) et BLANDIN (P.), 1985. — La transformation des écosystèmes cadre et moteur de l'évolution des espèces. In : *La vita e la sua storia*, BULLINI (L.), FERRAGUTI (M.), MONDELLO (F.) et OLIVERIO (A.) eds. Scientia, Milan, 161-190.
- LEMÉE (G.), 1945. — Morphologie et végétation actuelle des tourbières d'Auvergne. *Rev. Sci. Nat. Auvergne*, 11, 59-70.
- LEPART (J.) et ESCARRE (J.), 1983. — La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bull. Ecol.*, 14, 133-178.
- LLYOD (M.) et GHELARDI (L.J.), 1964. — A table for calculating the "equitability" component of species diversity. *J. Ann. Ecol.*, 33, 217-225.
- MARGALEFF (R.), 1968. — *Perspective in ecological theory*. Chicago series in Biology. Univ. Chicago Press, 111 p.
- MAY (R.M.), 1974. — Stability in ecosystems : some comments. *Proc. First. Int. Congr. Ecology, The Hague*, 67.

- MOLLET (A.-M.), FRANCEZ (A.-J.), GILLET (F.) et SCHUMAKER (R.), 1985. — Contribution à la connaissance des tourbières d'Auvergne. Végétation et physico-chimie des sites de Chambedaze et de La Godivelle. *Rev. Sci. Nat. Auvergne*, 51, 51-59.
- ODUM (E.P.), 1969. — The strategy of ecosystem development. *Science, U.S.A.*, 164, 262-270.
- ODUM (E.P.), 1971. — *Fundamentals of ecology (3rd edition)*. Saunders, Philadelphia, 574 p.
- ORIANI (G.H.), 1974. — Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. *Proc. First Int. Congr. Ecology, The Hague*, 64-65.
- PICKETT (S.), 1976. — Succession: an evolutionary process. *Am. Nat.*, 110, 107-119.
- POURRIOT (R.), 1965. — Recherches sur l'écologie des Rotifères. *Vie Milieu*, suppl. 21, 1-224.
- POURRIOT (R.), 1977. — Food and feeding habits of Rotifers. *Arch. Hydrobiol. Beh. Ergebn. Limnol.*, 8, 243-260.
- POURRIOT (R.), 1983. — Stratégies de reproduction chez les Rotifères. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 296, III, 1109-1111.
- RUTTNER-KOLISKO (A.), 1977. — Suggestions for biomass calculations of plankton rotifers. *Arch. Hydrobiol. Beh. Ergebn. Limnol.*, 8, 71-76.
- SHANNON (C.E.) et WEAVER (W.), 1949. — *The mathematical theory of communication*. Univ. Illinois Press, Urbana, 117 p.
- STEMBERGER (R.S.) et GILBERT (J.J.), 1985. — Body size, food concentration, and population growth in planktonic rotifers. *Ecology*, 66, 1151-1159.
- THEBAUD (G.), 1983. — Contribution à l'étude des Hautes-Chaumes du Forez : Phytocécologie des communaux du Brugeron (Puy-de-Dôme), éléments pour leur gestion à long terme. Thèse 3e cycle Clermont-Ferrand II, 187 p.
- ULANOWICZ (R.E.), 1979. — Complexity, Stability and Self-Organization in Natural Communities. *Oecologia (Berl.)*, 43, 295-298.
- VIEIRA DA SILVA (J.), 1979. — Introduction à la théorie écologique. Masson, Paris, 112 p.
- WHITTAKER (R.H.) et WOODWELL (G.M.), 1972. — Evolution of Natural Communities. In : *Ecosystem Structure and Function*, Wiens (J.A.) éd. Oregon State University Press, 137-159.

## ANNEXE

*Espèces de Rotifères récoltées à Chambedaze en 1981 dans les 5 stations étudiées*  
(B = Bdelloïdes ; gS = barycentre ; AH = amplitude d'habitat calculée avec la formule  $AH = e^{H'}$ )

| Espèces                           | gS   | AH   | Espèces                      | gS   | AH   |
|-----------------------------------|------|------|------------------------------|------|------|
| Notholca squamula                 | 1,00 | 1,00 | Lepadella rottenburghi       | 3,00 | 1,00 |
| Lecane closteroerca               | 1,00 | 1,00 | L. cf. elliptica             | 3,00 | 1,00 |
| Lepadella ovalis                  | 1,00 | 1,00 | Lecane subtilis              | 3,00 | 1,00 |
| Colurella uncinata                | 1,00 | 1,00 | Colurella hindenburghi       | 3,00 | 1,00 |
| Polyarthra vulg.-dolichoptera     | 1,00 | 1,00 | Cephalodella grac. sigmoides | 3,00 | 1,00 |
| Trichocerca tenuior               | 1,00 | 1,00 | Lecane acus                  | 3,00 | 1,00 |
| Scardium longicaudum              | 1,00 | 1,00 | Polyarthra minor             | 3,00 | 1,00 |
| Trichocerca elongata              | 1,00 | 1,00 | Monommata dentata            | 3,00 | 1,00 |
| Keratella serrulata               | 1,00 | 1,77 | Bryocella stylata            | 3,00 | 1,00 |
| Philodina citrina (B)             | 1,00 | 1,00 | Lecane scutata               | 3,00 | 1,00 |
| Mytilina ventralis                | 1,00 | 1,00 | Notommata doneta             | 3,00 | 1,00 |
| Euchlanis dilatata                | 1,00 | 1,82 | Trichocerca bidens           | 3,00 | 1,00 |
| Lecane lunaris                    | 1,70 | 2,91 | Trichotria tetr. caudata     | 3,00 | 1,00 |
| Philodina sp. (B)                 | 2,00 | 1,00 | Monommata grandis            | 3,00 | 1,00 |
| Cephalodella tinca                | 2,00 | 1,00 | Philodina roseala (B)        | 3,00 | 1,00 |
| Adineta barbata (B)               | 2,00 | 1,00 | Lecane galeata               | 3,00 | 1,00 |
| Bdelloïde sp. 3 (B)               | 2,02 | 1,57 | Cephalodella hyalina         | 3,00 | 1,00 |
| Habrotrocha cren. sphagnicola (B) | 2,05 | 2,00 | Rotaria tardigrada (B)       | 3,00 | 1,00 |
| Macrotrachela quadricornis (B)    | 2,17 | 2,00 | Cephalodella gibba*          | 3,00 | 1,00 |
| Dicranophorus lutkeni             | 2,25 | 2,00 | Dissotrocha macrostyla (B)   | 3,00 | 1,00 |
| Macrotrachela plicata (B)         | 2,54 | 2,86 | Lecane elasma                | 3,13 | 2,59 |
| Bdelloïde sp. 1 (B)               | 2,57 | 3,63 | Cephalodella nana            | 3,19 | 1,65 |
| Macrotrachela sp. (B)             | 2,58 | 1,97 | Habrotrocha rosa (B)         | 3,96 | 1,96 |
| Adineta gracilis (B)              | 2,69 | 2,97 | H. collaris (B)              | 4,00 | 1,00 |
| Lepadella acuminata               | 2,71 | 2,00 | Mniobia magna (B)            | 4,00 | 1,00 |
| Lindia torulosa                   | 2,74 | 1,82 | Adineta steineri (B)         | 4,00 | 1,00 |
| Habrotrocha lata (B)              | 2,84 | 2,92 | Bdelloïde sp. 2 (B)          | 4,00 | 1,00 |
| Rotaria rotatoria (B)             | 2,96 | 2,58 |                              |      |      |

Autres espèces recensées dans la fosse de tourbage (station 1'), gS = 5,00, AH = 1,00. *Gastropus minor*, *Cephalodella tantilla*-tanitiloides, *Trichocerca collaris*, *Proales fallaciosa*, *Microcodon clavus*, *Lecane* sp.

## COMPARAISON STRUCTURALE DE QUATRE PHYTOCENOSSES DE ZONE HUMIDE\*

par Michel DANAIS

Laboratoire d'écologie végétale  
Faculté des Sciences — 35042 RENNES Cedex (France),

**MOTS-CLÉS :** Biomasse - Surface foliaire - Structure - Niche - Dominance - Chevauchement - *Carex vesicaria* - *Phalaris arundinacea*.

**KEY-WORDS :** Biomass - Leaf area - Structure - Niche - Dominance - Overlap - *Carex vesicaria* - *Phalaris arundinacea*.

### RÉSUMÉ (Travail original)

L'organisation structurale de quatre unités de végétation peu diversifiées de bordure d'étang est examinée. La comparaison porte sur la biomasse aérienne et souterraine et sur la surface foliaire des espèces. La structure verticale présente des dispositions spécifiques variables, fonction de la composition globale du peuplement. Les profils verticaux, considérés comme une manifestation d'un des axes de la niche multidimensionnelle de l'espèce, présentent différents cas d'ajustements mutuels, représentatifs de tactiques spécifiques seulement en partie déterminées par la composition du groupement végétal. La compétition doit s'exercer de manière prédominante dans le sol.

### SUMMARY (Original scientific paper)

#### Structural comparison of four wetland plant communities

The vertical organisation of four low diversified vegetational units of the shore of a pond are examined. The aim of the paper is to compare aboveground and belowground standing crop and leaf area of each constitutive species. The vertical structure shows specific patterns with are in relation to the whole floristic spectrum of the community. The vertical profiles are regarded as one of the axis of the multidimensional niche of the species. They show several cases of mutual adjustments which are specific tactics partially induced by the floristic composition. The competition seems to extend predominantly belowground.

### 1 — INTRODUCTION

L'étude de l'organisation des phytocénoses de zones humides doit tenir compte, non seulement de leur composition spécifique, mais aussi de leur «structure».

Ce terme est employé ici dans le sens des auteurs travaillant sur les modèles de photosynthèse (DE WIT, 1965; MONSI *et al.*, 1973). Il s'agit d'architecture verticale et spatiale des organes assimilateurs de la communauté végétale.

Cette structure de la végétation est déterminante pour la productivité, et peut jouer un rôle important dans la compétition entre végétaux (MONSI *et al.*, 1973), de même que la structure souterraine (WHITTAKER, 1969).

Parmi les problèmes souvent posés en écologie, que l'examen de telles communautés peut contribuer à éclaircir, nous retenons ici deux questions :

— dans quelle mesure la diversité spécifique découle-t-elle des modalités de la compétition au sein de tels groupements végétaux, ou l'eau n'est qu'exceptionnellement un facteur limitant ?

— la structure verticale de ces groupements implique-t-elle que le partage correspondant de l'énergie lumineuse

incidente ou des ressources du sol soit à l'origine d'une restriction des espèces constitutives ?

La seconde question rejoint l'un des problèmes les plus étudiés de l'écologie quantitative, celui de la liaison entre la «niche écologique» des espèces et la diversité des biocénoses (LEVINS, 1968; GOODALL, 1970; BLONDEL & BOURLIÈRE, 1979; le gradient d'intensité lumineuse engendré par la stratification verticale des organes assimilateurs peut-il être assimilé, vis-à-vis des espèces d'une phytocénose, à l'un des axes représentant les ressources trophiques de la niche écologique multidimensionnelle d'HUTCHINSON (1958) ? Selon certains auteurs (PICKETT & BAZZAZ, 1978), il s'agit bien d'une variable  $\alpha$  de la niche (WHITTAKER *et al.*, 1973), c'est-à-dire d'un facteur différencié en gradient au sein d'une même communauté végétale et non en gradient d'habitats spatialement distincts. Sur le plan du végétal, il ne s'agit pas de la répartition d'individus d'une même espèce le long d'un gradient, mais de la répartition d'organes de ces individus. On examine une distribution verticale d'organes, représentative de préférences photiques spécifiques, intégrés dans l'organisation, perçue statistiquement, d'une population d'individus voisins dans l'espace, de la même espèce ou d'espèces différentes.

On peut supposer que la «population» d'organes de chaque individu (HARPER, 1967; 1978; JACQUARD, 1978) présente une répartition le long du gradient de lumière, selon des lois identiques à celles des populations réelles, mais ce n'est qu'une hypothèse à tester. La compétition s'exerce aussi bien entre individus qu'entre organes du même végétal, et de

\* (Reçu le 21 avril 1986, accepté le 1er octobre 1986).

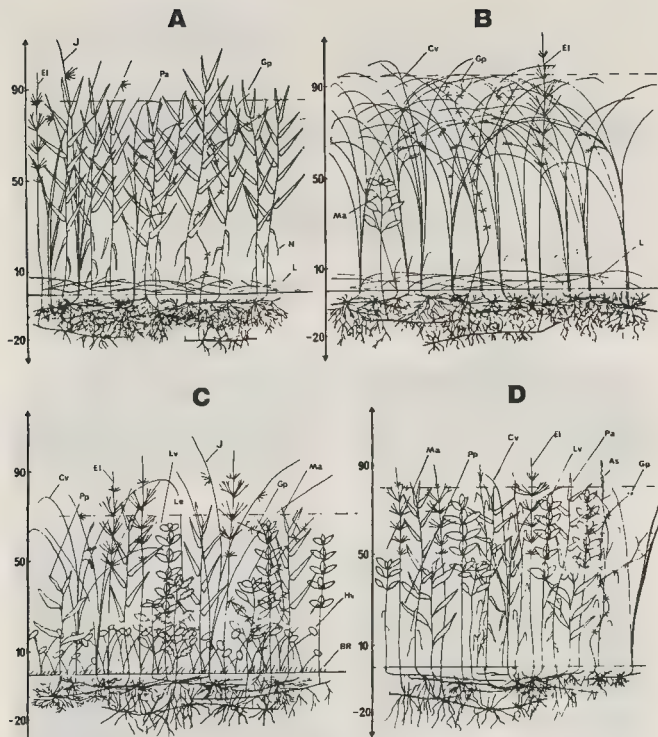


FIG. 1. — Schéma des structures verticales des 4 groupements végétaux étudiés en mai.

H : hauteur ou profondeur en cm

Les abréviations utilisées pour les espèces représentées sont reprises dans le reste de l'article.

A — Groupement à *Phalaris arundinacea*

B — Groupement à *Carex vesicaria*

C — Groupement à *Carex vesicaria* et *Phalaris arundinacea*

D — Groupement à *Phalaris arundinacea* et *Lysimachia vulgaris*

Cv: *Carex vesicaria*; Pa: *Phalaris arundinacea*; El: *Equisetum limosum*; Gp: *Galium palustre*; Ma: *Mentha aquatica*; Le: *Lycopus europaeus*; Hv: *Hydrocotyle vulgaris*; Lv: *Lysimachia vulgaris*; J: *Juncus (effusus et sylvaticus)*; Pp: *Polygonum persicaria*; As: *Agrostis stolonifera*; BR: Bryophytes; N: nécromasse; L: litière.

plus, il n'y a pas indépendance de ces organes mais interrelations permanentes en cours de croissance (WENT, 1973), de même qu'entre organes aériens et souterrains.

De ce fait, et du fait qu'au sein des groupements végétaux considérés, les organismes pérennes à propagation végétative (système rhizomateux) sont largement représentés, les mécanismes de la compétition, tant intraspécifique (HUTCHINGS et BARKHAM, 1976 ; HUTCHINGS, 1979) qu'interspécifique, ont peu de chance de suivre les lois théoriques de populations réelles.

Parmi celles-ci, nous citons, au niveau de la population, la «loi de puissance-3/2» (WHITE & HARPER, 1970), et pour la communauté, l'«exclusion compétitive» (GAUSE, 1935) et la «niche overlap hypothesis» (PIANKA, 1974).

L'une des voies d'étude de la compétition (SCHOENER, 1974) consiste à examiner les changements, morphologiques par exemple, des espèces entre plusieurs communautés. La comparaison sera d'autant plus fructueuse s'il y a une différence nette de diversité spécifique entre ces peuplements. Nous avons retenu ici quatre groupements végétaux différents présentant des espèces communes, et répondant à ces conditions. Nous comparons systématiquement l'organisation verticale de leurs biomasses aérienne et souterraine et de leur surface foliaire. L'essentiel des résultats converge vers :

- la distinction de plusieurs modèles de structure verticale au sein de l'ensemble des espèces examinées ;
- une certaine indépendance entre le degré de dominance (ou de diversité) du groupement et sa structure ;
- l'émergence de plusieurs modèles de relations entre populations dans l'agencement mutuel des feuillages au cours de la saison végétative.

## 2 — MATÉRIEL ET MÉTHODES

À l'issue d'une description préalable (DANAIS, 1978) quatre groupements végétaux différenciés sur le plan phytosociologique ont été retenus. Ils sont plus ou moins distants dans la station. Deux d'entre eux sont adjacents, le *Caricetum* et le *Phalaridetum* ; l'espèce caractéristique principale — *Carex vesicaria* ou *Phalaris arundinacea* (1) — y domine largement en recouvrement. Dans les deux autres groupements, distants des précédents d'environ 100 mètres, plusieurs espèces se partagent en co-dominance la physionomie (Fig. 1). Schématiquement, un groupement est dominé par *Carex vesicaria* et *Phalaris arundinacea*, l'autre par *Phalaris arundinacea* et *Lysimachia vulgaris*.

Ces différentes unités de végétation sont nommées respectivement C, P, CP et PL dans la suite du texte (2).

Le matériel a été récolté à deux reprises en mai et en juillet 1984. La surface de prélèvement est de 0,5 m<sup>2</sup>, chaque prélèvement est doublé (surface totale prélevée 1 m<sup>2</sup>). Chaque prélèvement est effectué dans une zone jugée représentative de par sa physionomie, en évitant les zones de transition avec les groupements voisins. La totalité de la phytomasse aérienne est prélevée par coupe au ras du sol. Certaines espèces, présentes dans les récoltes de mai, ne le sont pas dans la récolte du même groupement en juillet, du fait de la distribution en mosaïque des espèces (SINGH *et al.*, 1975 ; WEST & GREASE, 1984).

Deux échantillons de matériel souterrain de 40 × 40 cm<sup>2</sup> de surface sur 30 cm de profondeur ont été extraits le 22 juillet, un dans chacun des groupements mixtes (CP et PL).

Au laboratoire le matériel de chaque récolte est trié par espèce, puis par catégorie d'organe (tiges, inflorescences, feuilles, racines, rhizomes), découpé par strate de 0,10 m, séché à l'étuve à 65°C jusqu'à poids constant, et pesé. Les parties racinaires sont l'objet au préalable d'un nettoyage détaillé sous l'eau courante, avec tamis de maille 0,5 mm pour éviter les pertes de petites racines. Les racines mortes ne sont pas séparées des racines vivantes par cette technique, mais cela n'influe pas sur l'exploitation dans le cadre du présent travail. Un échantillon de surface foliaire de chaque espèce est utilisé pour établir les masses surfaciques. L'ensemble du tri aboutit en juillet à un nombre d'environ 1.500 partitions.

Le traitement des résultats fait intervenir un ensemble d'approches distinctes : analyse de la diversité spécifique et structurelle, distributions d'abondance, modèles de répartition verticale spécifique, analyse de variance, indices de chevauchement des structures spécifiques, agglomération hiérarchique sur les lots d'espèces...

Seul les résultats des trois dernières approches citées sont présentés ici.

## 3 — COMPARAISON DES BIOMASSES ET DES SURFACES FOLIAIRES DES GROUPEMENTS

L'examen des biomasses ou des surfaces foliaires des différentes espèces de chaque groupement met en évidence la forte hiérarchie existante au sein de ces communautés végétales (Fig. 2).

Dans tous les cas, *Carex vesicaria* ou *Phalaris arundinacea* représentent la part prépondérante du matériel.

### 3.1. Comparaison des biomasses : (Fig. 2, B et BS)

En termes de biomasse, la dominance de la ou des espèces principales est plus forte en mai qu'en juillet, et bien plus accentuée avec le matériel souterrain qu'avec les parties aériennes.

La part relative des organes de soutien (tiges : T) et les organes uniquement assimilateurs (feuilles : F) est très différente selon le groupement considéré ; pour C et CP, les feuilles dépassent les 2/3 de la biomasse, la proportion inverse est atteinte pour P et PL. L'origine de cette opposition repose presque en totalité sur l'abondance du *Phalaris* dans les deux derniers cas (chez cette espèce, les tiges représentent environ 2/3 de la biomasse aérienne et les rhizomes environ 1/3 de la biomasse souterraine).

La biomasse totale aérienne atteinte en été est maximale en P (987 g.m<sup>-2</sup>), minimale en C (442 g.m<sup>-2</sup>), intermédiaire en PL et en CP. Au niveau du groupement végétal, il n'y a donc pas de relation univoque entre phytomasse et degré de dominance.

En 1984, la biomasse souterraine pour CP et PL est respectivement de 1393 g.m<sup>-2</sup> et de 1277 g.m<sup>-2</sup>. Ces valeurs sont très proches l'une de l'autre, mais en ordre inverse des biomasses aériennes ; de ce fait, les rapports entre biomasse épiée et biomasse hypogée sont respectivement de 0,38 et 0,52. Un prélèvement effectué en 1978 dans le *Caricetum* et dans le

(1) Nomenclature selon FOLIGNIER (1977).

(2) Dans la plupart des cas, nous ne mentionnons pas le nom d'espèce, la seule ambiguïté résidant au niveau des juncs (*Juncus acrocladus* et *Juncus effusus*). Sur le plan structural, les faibles différences entre ces deux espèces ne justifient pas de les distinguer dans l'analyse.

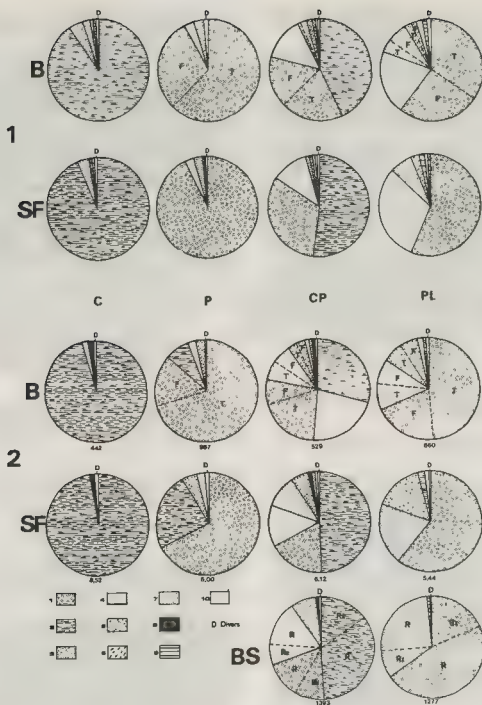


FIG. 2. — Proportions spécifiques des biomasses aériennes (B), des surfaces foliaires (SF) en mai (1) et en juillet (2) et des biomasses souterraines en juillet (BS).

1. *Phalaris arundinacea*
2. *Carex verna*
3. *Lysimachia vulgaris*
4. *Equisetum limosum*
5. *Polygonum persicaria*
6. *Galium palustre*
7. *Mentha aquatica*
8. *Lycopus europaeus*
9. *Convolvulus sepium*
10. *Juncus sylvaticus* et *Juncus effusus*

D Divers (espèces 1 %)

Les traits tirés dans les biomasses des espèces principales délimitent la fraction «tiges» (T) et la fraction «feuilles» (F). Le chiffre sous les cercles représente la biomasse totale (g.m<sup>-2</sup>) ou le LAI (m<sup>2</sup>.m<sup>-2</sup>).

*Phalaridetum* atteignait respectivement 3736 g.m<sup>-2</sup> et 2954 g.m<sup>-2</sup>. . Même s'il existe des variations interannuelles, la différence très marquée en faveur des deux groupements les moins diversifiés semble indiquer que *Carex* et *Phalaris* accumulent dans le sol, une quantité de biomasse élevée et très supérieure à leurs espèces compagnes

### 3.2. Comparaison des surfaces foliaires : (Fig. 2, SF).

La surface assimilatrice globale des quatre groupements est approximativement équivalente en mai (entre 2 et 3 m<sup>2</sup>.m<sup>-2</sup>) et plus différenciée en juillet ; le classement ne correspond pas à celui des biomasses puisque C vient en première position, et P en 3ème position, CP étant intermédiaire, PL en dernier. Cette différence de classement entre les biomasses et les surfaces foliaires spécifiques est liée principalement au type morphologique de l'espace dominante : le *Phalaris* présente une proportion élevée de tiges, le *Carex* ne comporte en partie aérienne que des limbes foliaires. Ce n'est pas la seule raison ; le LAR (rapport surface foliaire/biomasse foliaire) étant plus élevé en P et PL qu'en C et CP, le poids de l'unité de surface foliaire est plus faible dans les groupements dominés par le *Phalaris*.

### 3.3. En conclusion, il faut souligner que :

- En termes de surface foliaire, les variations entre mai et juillet modifient la hiérarchie de dominance : *Carex vesicaria* est représenté seulement en juillet dans le *Phalaridetum*. *Lysimachia vulgaris* prend en juillet la 4ème position en CP et la 2ème position en PL. Dans tous les cas, plusieurs espèces compagnes ne totalisent pas plus de 1,5 % de la surface foliaire ou de la biomasse globale du groupement.

- On notera que l'ordre de dominance entre les principales espèces est identique, qu'il soit exprimé en surface foliaire ou en biomasse ; il est variable dans le cas d'espèces moins bien représentées.

- Là encore, les différences constatées confirment la distinction préalable entre ces unités de végétation.

## 4 — STRUCTURE DES GROUPEMENTS SUR LE PLAN DE LA RÉPARTITION VERTICALE DES SURFACES ASSIMILATRICES SPÉCIFIQUES

L'analyse effectuée sur les biomasses ou les surfaces foliaires globales traduit mal la composition complexe de la végétation, très structurée verticalement, des prairies humides concernées. Une analyse plus approfondie de la distribution des surfaces spécifiques selon l'axe vertical est mieux à même d'apporter des connaissances relatives aux phénomènes de compétition.

Le développement des organes assimilateurs traduit à la fois les exigences écologiques des espèces et une réaction plastique des individus face à la concurrence des voisins. Statistiquement, chaque population matérialise ainsi une répartition optimisée, et réajustée en permanence, des surfaces foliaires, le long d'un axe vertical.

### 4.1. Paramètres utilisés

La moyenne arithmétique pondérée des classes de hauteur

représente la hauteur moyenne des organes foliaires : c'est le barycentre du profil (DAGET & GODRON, 1982).

$$\sum h_j s_{ij} / \sum s_{ij} = h_j \text{ avec}$$

i : classe de hauteur  
j : espèce considérée  
h : hauteur  
s : surface foliaire

L'écart-type est une première représentation du degré de dispersion des feuillages autour de leur hauteur moyenne, mais la répartition n'est pas forcément gaussienne, ce qui en limite la signification.

Les coefficients de FISCHER g<sub>1</sub> et g<sub>2</sub> mesurent respectivement l'asymétrie et l'aplatissement des distributions :

$$s_1 m^2 = s^2, m^3 = 1/N \sum s_i (h_i - h)^3, m^4 = 1/N \sum s_i (h_i - h)^4$$

$$\text{alors } g_1 = m^3 / (m^2)^{3/2} \text{ et } g_2 = m^4 / (m^2)^2$$

La symétrie correspond à g<sub>1</sub> = 0 et l'aplatissement d'une distribution normale à g<sub>2</sub> = 3.

On estime ces deux coefficients relativement robustes par rapport à la non-normalité (GEARY, 1947 ; d'AGOSTINO & PEARSON, 1973).

L'amplitude e(H') est l'exponentielle de l'indice H' de SHANNON calculé sur les proportions respectives des classes de hauteur, n'étant le nombre total de classes e(H') est égal à 1 s'il n'y a qu'une seule classe représentée et à n si toutes les classes sont également représentées (BLONDEL et BOUR-LIERE, 1979). Ce paramètre de dispersion est indépendant de la forme statistique de la distribution

Ces cinq paramètres ont été calculés d'une part, pour chaque espèce, d'autre part pour l'ensemble des espèces planophiles, et enfin pour l'ensemble des espèces présentes dans chaque groupement. La moyenne pour un groupement, de l'ensemble des valeurs obtenues par les différentes espèces permet d'apprécier de manière synthétique l'effet des proportions mutuelles des espèces : lorsque cette moyenne diffère nettement de la valeur obtenue sur la structure globale, c'est que l'une ou l'autre des espèces joue un rôle déterminant.

### 4.2. Résultats

Les résultats par espèces sont représentés Fig. 3 et les résultats moyens par groupements sont fournis tableau 1.

#### 4.2.1. Hauteur moyenne

En mai, la hauteur moyenne sur l'ensemble des espèces (Tableau 1) varie peu d'un groupement à l'autre ; ceci reste vrai pour les seules planophiles, ou pour la moyenne pondérée des valeurs.

A l'inverse, en juillet, les moyennes varient entre elles et varient notablement d'un groupement à l'autre ; cela traduit une différenciation des structures des groupements et des populations dans chaque groupement. La hauteur moyenne par espèce (Fig. 3) présente les plus fortes variations interspécifiques en PL, puis en P. Ces variations sont plus faibles en CP, puis en C.

L'ordre des espèces classées par hauteur décroissante, n'est pas le même en mai et en juillet (Tableau 2) :

- en mai, C et CP ne se différencient que par l'absence de certaines espèces (*Juncus*, *Lycopus*, *Phalaris*) ou par l'inver-

TABLEAU 1

Moyennes des paramètres de structure des 4 groupements végétaux de l'étang de Loscouet en mai et en juillet 1984

 $\mu$  : moyenne non pondérée ; SF(H) : moyenne pondérée des espèces planophiles ou plagiophytes ; SF(G) : moyenne pondérée globale

| 2 \ 1   |       | C    |          |      |      |       | P    |          |      |      |       |
|---------|-------|------|----------|------|------|-------|------|----------|------|------|-------|
|         |       | x    | $\sigma$ | gl   | g2   | e(H') | x    | $\sigma$ | gl   | g2   | e(H') |
| MAI     | $\mu$ | 12,9 | 6,3      | 2,11 | 0,50 | 2,49  | 10,3 | 6,1      | 2,70 | 0,94 | 2,37  |
|         | SF(H) | 15,4 | 10,6     | 3,60 | 0,96 | 3,86  | 11,1 | 7,7      | 2,51 | 0,89 | 2,72  |
|         | SF(G) | 14,0 | 9,5      | 5,23 | 1,23 | 3,35  | 11,1 | 7,8      | 2,56 | 0,90 | 2,74  |
| JUILLET | $\mu$ | 35,6 | 16,5     | 2,59 | 0,56 | 6,11  | 54,5 | 21,7     | 2,52 | 0,38 | 7,98  |
|         | SF(H) | 30,7 | 20,6     | 2,65 | 0,62 | 7,50  | 67,4 | 31,1     | 2,98 | 0,82 | 10,52 |
|         | SF(G) | 30,7 | 20,6     | 2,64 | 0,62 | 7,51  | 66,8 | 28,3     | 2,57 | 0,51 | 10,59 |

| 2 \ 1   |       | CP   |          |      |      |       | PL   |          |      |      |       |
|---------|-------|------|----------|------|------|-------|------|----------|------|------|-------|
|         |       | x    | $\sigma$ | gl   | g2   | e(H') | x    | $\sigma$ | gl   | g2   | e(H') |
| MAI     | $\mu$ | 13,1 | 6,3      | 2,82 | 0,87 | 2,44  | 12,2 | 7,3      | 2,84 | 0,80 | 2,72  |
|         | SF(H) | 13,7 | 9,4      | 3,66 | 1,03 | 3,41  | 13,3 | 7,8      | 1,71 | 0,31 | 2,92  |
|         | SF(G) | 13,4 | 9,3      | 3,64 | 1,04 | 3,37  | 12,7 | 8,0      | 2,31 | 0,61 | 3,01  |
| JUILLET | $\mu$ | 35,8 | 15,3     | 2,75 | 0,30 | 5,29  | 47,8 | 17,8     | 2,48 | 0,32 | 6,66  |
|         | SF(H) | 32,6 | 18,5     | 2,37 | 0,25 | 7,13  | 67,5 | 22,3     | 2,80 | 0,19 | 8,96  |
|         | SF(G) | 34,0 | 20,3     | 2,81 | 0,46 | 7,76  | 67,3 | 22,4     | 2,81 | 0,20 | 9,01  |

sion de position entre *Equisetum* et *Juncus* ; de même, il y a une certaine similitude entre P et PL ;

— en juillet, la ressemblance entre les groupements C et CP s'est estompée, celle des groupements P et PL s'est affirmée, avec dans les deux cas la prédominance de *Phalaris*, *Lysimachia*, *Polygonum*, et le maintien à la base de la struc-

ture, de *Galium* et du *Carex*.

Ainsi, en fonction de la présence des espèces accompagnatrices, chaque espèce se trouve dans une position relative différente. La variabilité entre les groupements s'accroît pour une même espèce, et pour l'ensemble des espèces, entre mai et juillet.

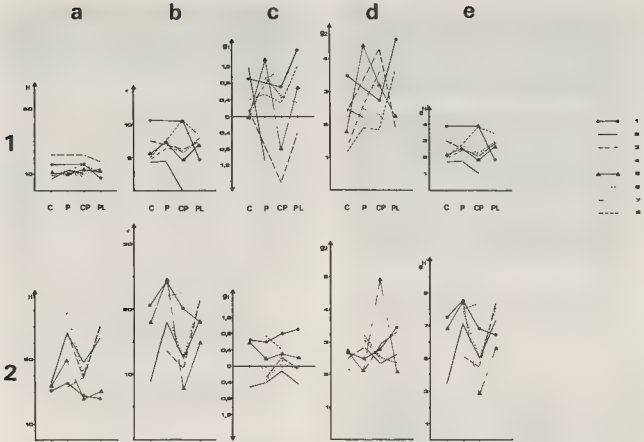


FIG. 3. — Valeurs de cinq paramètres des profils verticaux des surfaces foliaires spécifiques dans les 4 groupements végétaux en mai (1) et en juillet (2) (Principale espèce).

a : hauteur moyenne, H (cm) ; b : écart-type de la distribution verticale ; c : asymétrie ; d : aplatissement, e : amplitude  $\sigma(H')$  (cf. texte).

- |                      |                    |
|----------------------|--------------------|
| 1. <i>Carex</i>      | 5. <i>Galium</i>   |
| 2. <i>Polygonum</i>  | 6. <i>Phalaris</i> |
| 3. <i>Lysimachia</i> | 7. <i>Mentha</i>   |
| 4. <i>Equisetum</i>  | 8. <i>Juncus</i>   |

TABLEAU II

Classement des espèces selon le groupement en fonction de la hauteur moyenne de leur surface foliaire (Légende des espèces : voir Fig. 1)

| DATE | MAI                                                                                                                                                                                                                                                                                               | JUILLET                                                                                                                                                                                                                                                                                           |
|------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| C    | 1,5,12,13,15,16,17,18,19,20,21,22,23,24,25,26,27,28,29,30,31,32,33,34,35,36,37,38,39,40,41,42,43,44,45,46,47,48,49,50,51,52,53,54,55,56,57,58,59,60,61,62,63,64,65,66,67,68,69,70,71,72,73,74,75,76,77,78,79,80,81,82,83,84,85,86,87,88,89,90,91,92,93,94,95,96,97,98,99,100                      | 1,5,16,17,18,19,20,21,22,23,24,25,26,27,28,29,30,31,32,33,34,35,36,37,38,39,40,41,42,43,44,45,46,47,48,49,50,51,52,53,54,55,56,57,58,59,60,61,62,63,64,65,66,67,68,69,70,71,72,73,74,75,76,77,78,79,80,81,82,83,84,85,86,87,88,89,90,91,92,93,94,95,96,97,98,99,100                               |
| CP   | 1,2,3,4,6,7,8,9,10,11,12,13,14,15,16,17,18,19,20,21,22,23,24,25,26,27,28,29,30,31,32,33,34,35,36,37,38,39,40,41,42,43,44,45,46,47,48,49,50,51,52,53,54,55,56,57,58,59,60,61,62,63,64,65,66,67,68,69,70,71,72,73,74,75,76,77,78,79,80,81,82,83,84,85,86,87,88,89,90,91,92,93,94,95,96,97,98,99,100 | 1,2,3,4,6,7,8,9,10,11,12,13,14,15,16,17,18,19,20,21,22,23,24,25,26,27,28,29,30,31,32,33,34,35,36,37,38,39,40,41,42,43,44,45,46,47,48,49,50,51,52,53,54,55,56,57,58,59,60,61,62,63,64,65,66,67,68,69,70,71,72,73,74,75,76,77,78,79,80,81,82,83,84,85,86,87,88,89,90,91,92,93,94,95,96,97,98,99,100 |
| P    | 1,2,3,4,6,7,8,9,10,11,12,13,14,15,16,17,18,19,20,21,22,23,24,25,26,27,28,29,30,31,32,33,34,35,36,37,38,39,40,41,42,43,44,45,46,47,48,49,50,51,52,53,54,55,56,57,58,59,60,61,62,63,64,65,66,67,68,69,70,71,72,73,74,75,76,77,78,79,80,81,82,83,84,85,86,87,88,89,90,91,92,93,94,95,96,97,98,99,100 | 1,2,3,4,6,7,8,9,10,11,12,13,14,15,16,17,18,19,20,21,22,23,24,25,26,27,28,29,30,31,32,33,34,35,36,37,38,39,40,41,42,43,44,45,46,47,48,49,50,51,52,53,54,55,56,57,58,59,60,61,62,63,64,65,66,67,68,69,70,71,72,73,74,75,76,77,78,79,80,81,82,83,84,85,86,87,88,89,90,91,92,93,94,95,96,97,98,99,100 |
| PL   | 1,2,3,4,6,7,8,9,10,11,12,13,14,15,16,17,18,19,20,21,22,23,24,25,26,27,28,29,30,31,32,33,34,35,36,37,38,39,40,41,42,43,44,45,46,47,48,49,50,51,52,53,54,55,56,57,58,59,60,61,62,63,64,65,66,67,68,69,70,71,72,73,74,75,76,77,78,79,80,81,82,83,84,85,86,87,88,89,90,91,92,93,94,95,96,97,98,99,100 | 1,2,3,4,6,7,8,9,10,11,12,13,14,15,16,17,18,19,20,21,22,23,24,25,26,27,28,29,30,31,32,33,34,35,36,37,38,39,40,41,42,43,44,45,46,47,48,49,50,51,52,53,54,55,56,57,58,59,60,61,62,63,64,65,66,67,68,69,70,71,72,73,74,75,76,77,78,79,80,81,82,83,84,85,86,87,88,89,90,91,92,93,94,95,96,97,98,99,100 |

#### 4.2.2. Écart-Type

L'écart-type varie parfois assez fortement entre les groupements (Tableau I). Il est également parfois très différent

d'une espèce à l'autre au sein du même groupement (Fig. 3) : tel est le cas de CP en mai, où *Polygonum* n'occupe qu'une seule classe, et où *Carex* et *Juncus* présentent un écart-type important ( $>10$ ).

En première approximation, l'écart-type est en général proportionnel à la moyenne, cependant les variations peuvent être regroupées en deux sous-ensembles :

— un groupe rassemblant six espèces (*Phalaris*, *Lysimachia*, *Convolvulus*, *Mentha*, *Lycopus*, *Polygonum*) du type planophile, où  $\sigma/h$  est inférieur à 0,4 ;

— un groupe de quatre espèces (*Carex*, *Juncus*, *Equisetum*, *Galium*) de type érectophile ou plagiophile, où  $\sigma/h$  est supérieur à 0,5. La liaison entre la disposition et l'orientation des organes assimilateurs et le rapport  $\sigma/h$  est évidente.

#### 4.2.3. Asymétrie

L'asymétrie ( $g_1$ ) est dans la plupart des cas, positive en

mai : la majorité des espèces ont une distribution préférentielle vers la base de la structure. Le nombre d'espèces à valeur négative ou proche de 0 augmente sensiblement en juillet ; aucune espèce ne présente alors d'asymétrie  $\geq 1$  : il y a eu décalage des surfaces foliaires vers les classes hautes. En valeur absolue, la moyenne des asymétries (tableau 1) augmente ou diminue en cours de saison, selon les groupements : en juillet, les asymétries les moins fortes concernant les groupements diversifiés (CP et PL).

En classant les groupements selon leur valeur d'asymétrie (Tableau 3), pour chaque espèce, on obtient un ordre totalement différent en mai et en juillet. Dans la plupart des cas, les groupements fortement dominés (C ou P) où l'espèce observée présente en mai une asymétrie élevée, correspondent en juillet, pour la même espèce, à une asymétrie faible ou négative. C'est le cas pour *Phalaris*, *Galium*, *Lysimachia*, *Polygonum*. Le changement est inversé pour *Equisetum*.

En juillet, les deux groupements P et PL où le *Phalaris* est bien représenté ont une asymétrie moyenne globale négative, à l'opposé des deux autres groupements

TABLEAU 3

Classement des groupements selon l'asymétrie des surfaces foliaires de chaque espèce (Légende des espèces : voir Fig. 1).

| DATE | MAI               | JUILLET           |
|------|-------------------|-------------------|
| Pa   | $P > CP > PL$     | $CP > PL > P$     |
| Cv   | $PL > C > CP$     | $PL > CP > C > P$ |
| Gp   | $P > PL > C > CP$ | $C > CP > PL > P$ |
| Lv   | $C > PL > P$      | $CP > PL > C$     |
| Pp   | $C > P$           | $CP > P > PL > C$ |
| El   | $CP > PL > P > C$ | $C > CP > P > PL$ |
| Je/s | $PL > P > CP$     | $P > CP$          |
| Ma   | $CP > P > C$      | —                 |

#### 4.2.4. Aplatissement

L'aplatissement ( $g_2$ ) de certaines espèces est  $\geq 3$ , en particulier en CP (*Lysimachia*, *Menha* en mai, *Galium* en mai et en juillet) et en PL (*Carex*, *Equisetum*, *Juncus* en mai, *Carex*, *Lysimachia* en juillet) : la répartition sur l'axe vertical est plus « concentrée » que celle d'une loi normale (Fig. 3). La moyenne des aplatissements étant plus élevée en mai, en PL et CP, ce sont bien ces groupements qui présentent les répartitions les plus concentrées ; en juillet ce sont CP et C (Tableau 1).

A l'opposé,  $g_2$  est presque toujours inférieur à 3 en C et en P ; la forte dominance dans ces groupements semble étaler la répartition foliaire de certaines espèces, le phénomène étant atténué en groupement plus diversifié.

#### 4.2.5. Amplitude

La valeur de l'amplitude  $e(H')$  dépasse rarement 3 en mai (Fig. 3). Les espèces ayant l'écart-type le plus élevé ont en général aussi une amplitude plus importante que celle des autres espèces. Cependant, la position relative d'une espèce varie selon le groupement, traduisant sa plasticité morpholo-

gique. En juillet, l'amplitude est toujours plus élevée, variant encore généralement dans le même sens que l'écart-type. La variabilité d'une même espèce entre les différents groupements où elle est présente peut être élevée. Les amplitudes moyennes des groupements (tableau 1) ne diffèrent pas sensiblement en mai ; en juillet, une forte hiérarchie apparaît :  $P > PL > C > CP$ , ou, sur la valeur moyenne globale,  $P > PL > CP > C$ .

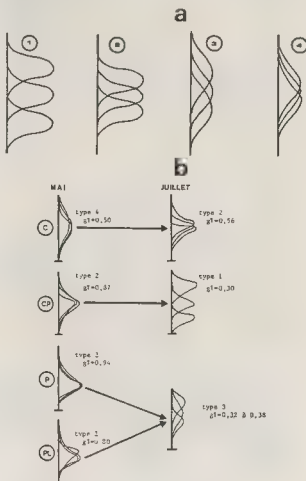


FIG. 4 — a) Typologie des dispositions spécifiques relatives selon la verticale

b) Application aux cas observés pour les groupements végétaux ; évolution entre mai et juillet.

L'ensemble des constatations ci-dessus peut-être synthétisé de la manière suivante (Fig. 4) :

1) le cortège spécifique accompagnant chaque espèce influe sur sa morphologie, ce qui traduit une importante plasticité phénotypique et une sensibilité à la concurrence des espèces compagnes ;

2) la différenciation entre les groupements, limitée en mai, s'accroît au cours de la saison de croissance de la végétation ;

3) dans les groupements où la majeure partie de la surface foliaire (ou de la biomasse) est représentée par une ou deux espèces, l'étalement vertical des organes assimilateurs et leur décalage vers le haut de la structure sont plus prononcés, au moins en période estivale.

Pour visualiser l'évolution dans le temps de chaque groupement et leurs principales différences aux deux dates d'observation, nous avons représenté schématiquement les états correspondants sur des groupements-types simplifiés à trois espèces.

On peut définir ainsi 4 structures théoriques de base (Fig. 4a) :

— dans les types 1 et 3, les espèces utilisent largement l'axe vertical mais leur feuillage est concentré en type 1, étalé en type 3 ;

— dans les types 2 et 4, les espèces se partagent moins complètement l'axe vertical car, que leur feuillage soit concentré (type 2) ou dispersé (type 4) elles restent groupées autour d'une même hauteur moyenne

A ces variations se superposent celles de l'asymétrie (positive ou négative).

La Fig. 4b représente la structure-type des quatre groupements étudiés en mai et en juillet. Entre ces deux périodes, l'évolution générale est dans le sens d'une différenciation des distributions. De concentrées initialement, les distributions deviennent ensuite mieux réparties selon trois modalités :

- discrimination des valeurs moyennes (CP) ;
- accentuation des asymétries spécifiques de manière complémentaire (C) ;
- séparation des hauteurs moyennes et étalement des distributions (P et PL).

## 5 — RÉPARTITION DES BIOMASSES SOUTERRAINES (Fig. 5)

La biomasse n'étant pas nécessairement proportionnelle au volume occupé, la proportion des biomasses spécifiques ne représente pas exactement celles que prennent les organes souterrains.

Toutefois, la hiérarchie des biomasses reflète, dans le cas présent, la hiérarchie épigée, avec prépondérance des mêmes espèces. La dominance est nettement plus prononcée, et ceci dans toutes les strates distinguées ; seules les espèces principales occupent plus d'une strate, celle qui est la plus superficielle (0-10 cm), à l'exception de *Lysimachia vulgaris* pour CP.

L'ordre d'abondance des espèces peut différer entre la strate 0-10 et les strates inférieures ; ainsi, *Lysimachia vulgaris* est mieux représentée, en proportion de la biomasse totale de la strate, dans la strate 0-10 en PL, dans la strate 10-20 en CP. Dans ce même groupement, *Carex vesicaria* et *Phalaris arundinacea* sont très inégalement représentés dans la strate supérieure, mais en importance sensiblement identique dans la strate 10-20. *Carex vesicaria*, absent de la strate 0-10 en PL, est présent dans la strate 10-20 de ce groupement. Dans le cas des espèces dominantes, la modification des répartitions spécifiques entre CP et PL constatée pour les organes épigés est donc vérifiée avec les organes souterrains. Toutes les espèces présentes seulement en faible proportion ( $\leq 1\%$ ) sont localisées dans la strate superficielle, qui est la plus chargée en biomasse racinaire et rhizomateuse.

Les espèces dominantes ont une répartition verticale plus large. Des constats identiques ont été faits sur des plantes annuelles de prairies (PARRISH & BAZZAZ, 1976).

La stratification des organes souterrains est donc très limitée en profondeur ; l'extension verticale du système racinaire est liée à son importance, mais la majeure partie est concentrée près de la surface.

La distribution respective des rhizomes et des racines sem-

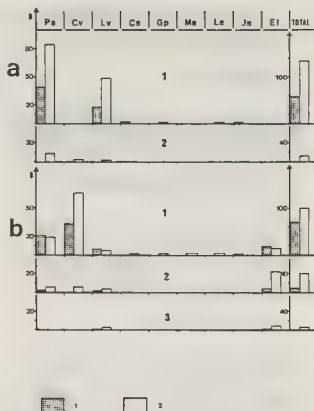


FIG. 5. — Répartition des biomasses souterraines spécifiques dans les horizons 0-10 cm (1) ; -10-20 cm (2) et -20-30 cm (3) pour deux groupements végétaux : (a) : PL et (b) : CP

1 : Rhizome ; 2 : Racines

Biomasse B en g. m<sup>-2</sup>

Légende des espèces : Voir Fig. 1

ble régie par une règle simple : pour toutes les espèces, les rhizomes sont préférentiellement présents près de la surface, tandis que les racines sont plutôt prédominantes en profondeur. Le poids des rhizomes est toujours nettement inférieur à celui des racines, à l'exception de *Lysimachia vulgaris* et de *Equisetum vulgare* en strate 0-10 de CP.

Contrairement à PARRISH & BAZZAZ (1976), qui mesurent un degré de chevauchement des différentes espèces dans le sol, nous ne constatons pas des répartitions des biomasses suffisamment distinctes et bien réparties verticalement pour qu'une telle mesure soit profitable. Comme RUWET (1980) dans le cas d'une prairie humide, nous constatons un feutrage de racines et de rhizomes entremêlés, mais nous ne pouvons comme cet auteur distinguer deux strates. La conclusion essentielle est que toutes les espèces ont un système endogé concentré sur la même tranche de sol, à peu de différences près.

## 6 — DEGRÉ DE CHEVAUchement DES DISTRIBUTIONS VERTICALES DES ORGANES ASSIMILATEURS

### 6.1. Approche utilisée

Pour déterminer de manière synthétique le degré de chevauchement des distributions aériennes selon l'axe vertical, entre les différentes espèces prises deux à deux, dans chaque groupement, nous avons utilisé deux des indices proposés dans la littérature.

D'une part, l'indice de SCHOENER (1970) :

$$C(i, h) = 1 - 0,5 \sum [P_{ij} - P_{hj}]$$

avec :

$h$  et  $i$  : les espèces considérées

$j$  le niveau de la ressource exploitée

$p$  proportion (de  $i$  ou de  $h$ ) correspondante pour le niveau  $j$

D'autre part, l'indice de PIANKA (1974) modifiant la formule de McARTHUR et LEVINS (1967) :

$$O(j, k) = \frac{\sum P_{ij} P_{ik}}{\sqrt{\sum P_{ij}^2 \sum P_{ik}^2}}$$

avec :

$P_{ij}$  proportion du  $i$ ème niveau de ressource exploitée par l'espèce  $j$

$P_{ik}$  proportion du  $i$ ème niveau de ressource exploitée par l'espèce  $k$

Pour chaque espèce, les proportions sont relatives à la surface assimilatrice totale de cette espèce et non à la surface totale du groupement. Les valeurs sont d'autant moins significatives qu'elles portent sur des espèces de hauteur faible, donc où le nombre de classes est limité.

Dans les deux cas, des distributions rigoureusement identiques donnent un coefficient maximum et égal à 1, et des distributions totalement différentes (sans chevauchement) donnent un coefficient minimum égal à 0.

Ces deux indices ont été critiqués par HURLBERT (1978) sans qu'il y ait d'éléments décisifs pour en écarter systématiquement l'usage.

Les deux coefficients donnent des résultats sensiblement identiques, nous ne présentons donc ici que l'indice de PIANKA

Il est possible de calculer la moyenne des valeurs spécifiques de l'indice  $O$  de chaque groupement, qui représente un degré moyen de chevauchement interspécifique pour le groupement considéré.

Nous avons représenté les résultats obtenus sous forme d'un dendrogramme. Ce classement hiérarchique est réalisé en calculant la moyenne des indices  $O$  de chaque espèce et en regroupant les espèces selon leur degré de proximité ; dans cette représentation, chaque espèce est rapprochée d'un groupe déjà formé en fonction de la moyenne des proximités avec les espèces du groupe. Il s'agit d'un groupement «à liens intermédiaires» selon la typologie de LEGENDRE & LEGENDRE (1979).

### 6.2. Résultats (Fig. 6).

#### 6.2.1. Cas des prélèvements de mai

Les résultats de mai sont moins significatifs du fait du peu de strates présentes pour chaque espèce.

Dans les trois groupements où le *Phalaris* est présent, il s'intègre à un groupe de fortes proximités spécifiques. En CP, avec *Mentha*, *Equisetum*, *Lycopus* ; en P, avec *Mentha*, *Equisetum*, *Galium*, *Juncus* ; en PL, avec *Equisetum*, *Juncus*, *Galium*, *Convolvulus*. À ce «pôle» *Phalaris* s'oppose d'autres espèces, telles que *Lysimachia*, *Carex*. À noter que l'éloignement de certaines espèces (*Lycopus* en P et *Polygonum* en CP) est peu significatif étant donnée la hauteur limitée de leur population à cette période de l'année.

#### 6.2.2. Cas des prélèvements de juillet

Dans les trois groupements où le *Phalaris* est présent, il s'associe nettement à deux autres espèces : *Polygonum* et *Lysimachia* (cas de CP, PL, P). En CP, il est également proche d'un groupe *Lycopus*-*Mentha*, et en PL, du *Convolvulus* et de l'*Equisetum*. À l'opposé du pôle *Phalaris* on retrouve un pôle *Carex* : *Carex*, *Equisetum*, *Galium* en C, *Carex*, *Juncus*, *Equisetum* en CP, *Carex* avec *Galium*, *Heleocharis* en PL, *Carex*, *Juncus* en P. Selon les groupements, l'une ou l'autre des espèces peut être éloignée de ces deux pôles.

#### 6.2.3. Interprétation

Si la structure est simple en C, groupement paucispécifique où seul le pôle *Carex* est caractérisé en juillet, elle se complexifie en P, en PL et surtout en CP. En P, les pôles *Carex* et *Phalaris*, peu différenciés en mai, sont nettement opposés ensuite, avec dans le premier 4 espèces (dont deux érectophiles) et dans le second 3 espèces. En PL, ces deux pôles existent également, avec respectivement 4 et 5 espèces.

En juillet, les valeurs sont en général dans l'ensemble plus faibles et les couples aux coefficients inférieurs à 0,5 sont plus nombreux. Le phénomène est peu prononcé pour le groupement C, déjà net pour P, beaucoup plus net pour PL et pour CP. Plus le groupement contient d'espèces, plus la différenciation des distributions verticales au sein du groupement est importante.

En CP, on peut distinguer les pôles *Carex* et *Phalaris*, mais l'ensemble des espèces et des groupes constitue une succession de niveaux de signification progressivement décroissante entre 0,95 et 0,1 ; le pôle *Phalaris* se subdivise, les espèces *Lycopus* et *Mentha* étant en position intermédiaire, le *Galium* et l'*Heleocharis* ne se regroupant aux autres espèces qu'après fusion des deux pôles principaux.

Au cours de la saison de croissance, on assiste à la fois à une redistribution des proximités respectives des espèces et à la différenciation dans trois cas sur quatre, d'une structure bipolaire *Carex*-*Phalaris*, avec quelques espèces marginalisées. Les ressemblances entre distributions spécifiques communes à plusieurs groupements se renforcent, les différences dans les associations d'espèces s'atténuent.

Néanmoins, il y a aussi bien en mai qu'en juillet, une répartition des proximités spécifiques en partie différente selon le groupement considéré. Des espèces érectophiles, à distribution verticale assez homogène, telles que la prêle (entre P et PL) ou les juncs, se rapprochent, selon les cas,

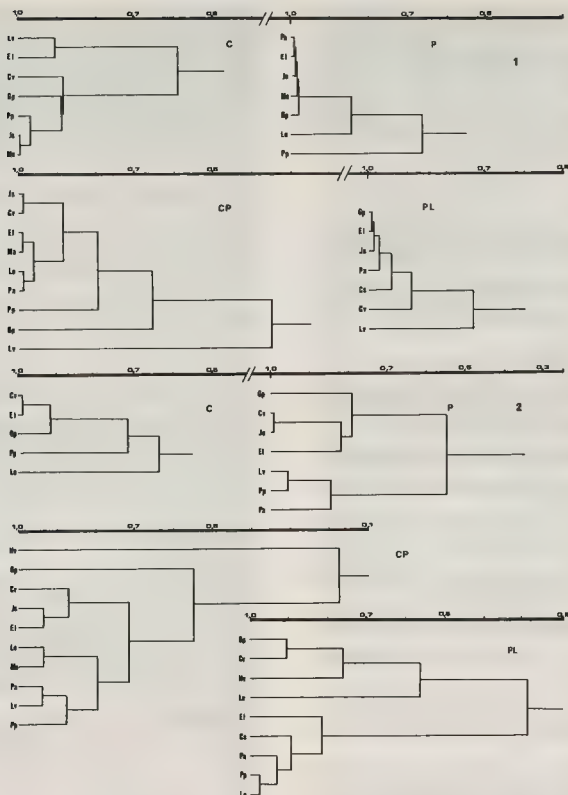


FIG. 6. — Classification hiérarchique des espèces de chacun des 4 groupements végétaux selon l'indice interspécifique de chevauchement des profils verticaux des surfaces foliaires (moyennes des indices O de PIANKA pour les couples déjà formés).

1 : en mai ; 2 : en juillet

d'espèces planophiles différentes ; cela peut s'expliquer par le peu de sensibilité des indices utilisés dans le cas d'espèces ayant ce type de morphologie. Mais même des espèces plagiophiles ou planophiles telles *Polygonum*, *Lycopodium*, *Galium* sont dotées d'une certaine variabilité. Il s'agit d'espèces dont la proportion est moyenne ou faible au sein de tous les groupements. A l'inverse, des espèces dominantes telles que *Phalaris*, *Carex*, *Lysimachia*, semblent caractérisées par une structure invariante dans leurs différentes populations soumises à des contextes spécifiques en partie différents. Elles manifestent en ce sens une certaine indépendance. Globalement, le pôle *Phalaris* comprend cinq espèces, et le pôle *Carex* trois espèces dont deux érectophiles.

## 7 — DISCUSSION ET CONCLUSION

Les groupements étudiés se caractérisent par une forte hiérarchie de biomasses, celle-ci étant plus importante pour la biomasse souterraine et concentrée dans les 10 cm superficiels. La même dominance existe pour les surfaces foliaires.

L'ordre des abondances spécifiques est approximativement semblable en surface et dans le sol ; on considère donc que l'étude détaillée des phénomènes existant au-dessus du sol est aussi révélatrice, dans une certaine mesure, des relations globales entre les espèces constitutives des phytocénoses étudiées.

L'évolution globale des groupements est identique ; entre mai et juillet, il y a différenciation globale des populations, à la fois sur le plan de la hauteur moyenne et sur le plan de la dispersion des distributions des organes de photosynthèse. Cependant, chaque espèce présente une certaine variabilité dans sa distribution, variations à relier aux différences de composition spécifique des groupements.

La structure verticale au sein de chaque groupement s'établit selon un certain nombre de faits caractéristiques :

- les espèces plagiophiles ou planophiles les plus dominantes sont aussi celles qui présentent le plus fort étalement des distributions ;

- l'asymétrie des distributions verticales, positive en mai, a plutôt tendance à s'atténuer ou à devenir négative en juillet sauf pour le groupement à *Carex* : les pousses des différentes espèces, en compétition pour la lumière, développent de préférence des organes assimilateurs vers le haut du couvert végétal ; ceci est d'autant plus net que l'espèce considérée est plus dominante en recouvrement ;

- la plus forte hétérogénéité des distributions verticales spécifiques se trouve dans les groupements dominés par le *Phalaris* (P et PL).

La distinction de deux « pôles » structuraux est manifeste : un pôle correspondant à la cariçaie et un pôle correspondant à la phalaridaie.

Cette distinction structurale rejoint l'opposition déjà mise en évidence par ailleurs sur les plans : physionomie de la végétation, composition spécifique, morphologie, dynamique des organes aériens des espèces principales (DANAIS, 1978, 1981, 1984, 1985).

Elle recouvre probablement une divergence importante sur le plan dynamique des peuplements. Elle peut correspondre à l'interprétation d'espèces appartenant à des groupements adjacents, créant une structure « en écaïles » comme c'est le cas dans nombre de bordures d'étangs (FELZINES, 1982).

On considère ici que l'un des axes de la niche écologique peut être assimilé en première approximation, à un axe verti-

cal. Ses caractéristiques sont liées à la particularité d'orientation des organismes dans le gradient « énergie lumineuse incidente ». Les espèces qui utilisent les niveaux les plus élevés de l'espace occupé (c'est-à-dire l'une des extrémités du gradient) ne créent des conditions limitantes que pour les espèces dont le développement est limité aux niveaux inférieurs, le phénomène n'étant pas réciproque. Il n'y a pas seulement comme dans le cas d'autres gradients, un effet systématique lié à l'exploitation d'une ressource limitée sur sa disponibilité pour d'autres espèces de la communauté, mais encore, nécessairement, asymétrie compétitive. Comme le constatent de façon plus générale divers auteurs (COLWELL & FUTUYMA, 1971 ; PIANKA, 1974), le chevauchement des « niches » selon l'axe étudié n'est donc pas toujours synonyme de compétition.

Les deux pôles structuraux précédemment reconnus peuvent être caractérisés par les particularités suivantes :

- l'ensemble des espèces du pôle *Phalaris*, de hauteur supérieure en été, présente certainement une compétition interne mais ne peut être sérieusement défavorisé par la compétition d'espèces de l'autre pôle ; il possède de meilleures capacités compétitives pour l'interception de l'énergie lumineuse du fait de sa croissance

- le pôle *Carex*, du fait de dispositions morphologiques, de hauteur moyenne inférieure en été, est en conditions de compétition pour la lumière avec le précédent, davantage qu'en compétition interne

Ces deux pôles, exclusifs dans le cas du groupement à *Carex vesicaria*, sont ailleurs en mélange : le pôle *Carex* ne semble pas globalement défavorisé par cette dissymétrie. Pourquoi existe-t-il différentes variantes dans la représentation respective de chaque pôle ? Cela peut être dû :

- soit à une sélection sous l'influence de micro-variations de facteurs écologiques (fluctuations hydriques, niveau phréatique moyen, physicochimie et structure du sol, physicochimie des eaux intersticielles) : cette hypothèse, qui correspond à des phénomènes déjà observés (par exemple STERN & DONALD, 1962 in HARPER, 1977) ne peut être écartée pour les groupements distants, mais n'est guère plausible entre les deux groupements adjacents (C et P) ;

- soit à un phénomène d'antériorité dans l'occupation du milieu ; il s'agirait alors, vis-à-vis de plusieurs ressources du milieu, d'un phénomène de « préemption de niche » (WHITTAKER, 1970, 1972). Cette seconde hypothèse n'est pas exclusive de la précédente. Du fait que l'organisation propre aux végétaux à rhizome formant une trame souterraine densément ramifiée comme *Carex vesicaria* et *Phalaris arundinacea* leur donne une forte capacité compétitive (GRIME, 1973), leur développement important, très manifeste dans le sol, peut avoir son origine dans l'histoire locale de la végétation ; la persistance de leur dominance quelle que soit la diversification ultérieure des groupements s'expliquerait par leur pouvoir compétiteur favorisé par une ressource en eau largement disponible. Il s'agit alors plutôt d'une résultante de « stratégies » (démographiques et morphologiques).

Comment s'exprimerait cette compétition ? La compétition potentielle souterraine est très importante du fait de la concentration des parties endogées des principales espèces sur les quelques cm de sol superficiel. Des expérimentations déjà menées sur la concurrence de végétaux d'autres espèces pour faire la part des compétitions aérienne et souterraine (DONALD, 1958, in HARPER, 1977) il ressort que l'effet négatif d'une espèce sur une autre peut être considérable dans le sol. Il y a aussi interaction entre les effets au-dessus du sol et dans le sol.

Pour la compétition au-dessus du sol, on distinguera un aspect qualitatif et un aspect quantitatif.

Sur le plan qualitatif, les modalités par lesquelles les espèces présentes se répartissent vis-à-vis du gradient d'intensité lumineuse diffèrent selon la richesse de chaque groupement et selon la hiérarchie de dominance qui s'y établit. Il semble y avoir plusieurs solutions possibles ou exprimées, et non une seule, comme dans les cas où les espèces suivraient systématiquement une loi du type « resserrement de niche » avec l'enrichissement de la biocoenose (PIANKA, 1974 ; BROWN, 1975). Il s'agit donc plutôt de « tactiques » que de stratégies spécifiques (HARPER & OGDEN, 1970 ; PICKETT & BAZZAZ, 1978). On constate l'établissement en cours de saison de trois types distincts de ségrégation des espèces :

— une séparation des hauteurs moyennes des distributions foliaires (groupement CP) ;

— le développement d'asymétries complémentaires des populations (groupement C) ;

— un étalement des distributions accompagné d'une séparation des hauteurs moyennes (groupements P et PL).

Cette diversité d'ensemble s'accompagne d'une architecture plus constante chez certaines espèces dominantes (*Phalaris arundinacea*, *Carex vesicaria*, *Lysimachia vulgaris*).

Sur le plan quantitatif, la ségrégation semble d'autant plus accentuée que la dominance est plus forte (la diversité plus faible) dans le groupement considéré. Ceci semble donc indiquer qu'il s'agit de réactions induites par les phénomènes compétitifs, hypothèse à confirmer par une démarche expérimentale.

La préférence montrée par l'une ou l'autre des espèces pour l'une des réactions à l'origine des ségrégations verticales dépendra en premier lieu de son préférendum photique. Il serait nécessaire d'examiner chaque espèce sur ce point. Un autre aspect concerne le statut de « généraliste » ou de « spécialiste » d'une espèce dans son aptitude à exploiter différents niveaux d'une ressource trophique (McNAUGHTON & WOLF, 1970). La dominance d'une espèce (en surface foliaire ou en biomasse) ne s'accompagne pas nécessairement d'une amplitude plus importante de sa distribution verticale. Comme nous n'observons pas la « niche potentielle » de l'espèce, mais une certaine réalisation de celle-ci au sein d'un contexte écologique donné, aucune conclusion définitive ne peut être tirée. Il semble que les espèces dominantes soient à même d'exploiter les niveaux supérieurs en priorité sur les autres espèces, par contre rien n'indique qu'elles soient plus « généralistes » sur ce plan des exigences photiques. Si ces capacités d'exploitation d'une ressource sont sources d'inégalité, elles n'impliquent pas un statut de « généraliste ».

Dans les groupements étudiés, la réponse structurale représenterait l'instauration d'un compromis interspécifique s'ajustant à un équilibre de proportions donné, à un moment de l'histoire du peuplement. La compétition essentielle influençant la composition spécifique s'exerce peut-être au niveau du sol, les stratégies d'occupation de l'espace souterrain pouvant être déterminantes dans l'organisation de la phytocénose. L'équilibre est dynamique, susceptible d'évoluer, il ne représente pas nécessairement le « meilleur ajustement » possible entre les populations constitutives, dans le partage de l'énergie lumineuse disponible.

## BIBLIOGRAPHIE

- BARBAULT (R.), 1981. — *Écologie des populations et des peuplements*. Masson éd. Paris : 200 pp.
- BLONDEL (J.) et BOURLIÈRE (F.), 1979. — La niche écologique, mythe ou réalité. *La Terre et la Vie*, 33 (3) : 345-374.
- BROWN (J.H.), 1975. — Geographical ecology of desert rodents. In : Cody M.L. et Diamond J.M. eds., *Ecology and evolution of communities*, Harvard Univ. Press, 315-341.
- COLVELL (R.K.) et FUJUYAMA (D.J.), 1971. — On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52 (4) : 567-576.
- DAGET (P.) et GODRON (M.), 1982. — *Analyse fréquentielle de l'écologie des espèces dans les communautés*. Masson éd. Paris : 163 pp.
- DANAIS (M.), 1978. — *Contribution à l'étude phytocénologique de l'étang de Loscouet en 1978*. Mém. D.E.A. Ecologie et Ethologie, Univ. Rennes, 91 p.
- DANAIS (M.), 1981. — *Contribution à l'étude écologique d'une population de Carex vesicaria : dynamique, phénologie, productivité*. Thèse 3ème Cycle, Univ. Rennes 165 pp.
- DANAIS (M.), 1983. — Démographie des organes épiques d'une population d'un végétal pérenne : *Carex vesicaria* (L.). *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, 5 (2) : 135-150.
- DANAIS (M.), 1985. — Démographie d'organes épiques et production d'une population de *Phalaris arundinacea* (L.). *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, 6 (2) : 161-177.
- D'AGOSTINO (R.) et PEARSON (E.S.), 1973. — Tests for departure from normality. Empirical results for the distribution of  $b_2$  and  $b_1$ . *Biometrika*, 60 (3) : 613-622.
- DE WIT (C.T.), 1965. — *Photosynthesis of leaf canopies*. Cent. Agr. Pub. Doc. ed. Wageningen : 57 pp.
- FELZINES (J.C.), 1982. — *Étude dynamique, sociologique et écologique de la végétation des étangs du Centre-Est de la France*. Thèse 3ème cycle, Univ. Sc. et Techn. Lille 498 pp.
- GAUSE (G.F.), 1935. — *Vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Actual. Scient. Industr. N° 277.
- GEARY (R.C.), 1947. — Testing for normality. *Biometrika*, 34 : 209-242.
- GOODALL (D.), 1970. — Statistical plant ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1 : 99-124.
- GRIME (J.P.), 1973. — Control of species density in herbaceous vegetation. *J. Env. Manag.*, 1 : 151-167.
- HARPER (J.L.), 1967. — A darwinian approach to plant ecology. *J. Ecol.*, 55 : 267-290.
- HARPER (J.L.), 1977. — *Population biology of plants*. Acad. Press. ed. London : 892 pp.
- HARPER (J.L.), 1978. — The demography of plants with clonal growth. In : Freyden et Woldendorp ed., *Structure and functioning of plant population*, North Holland Pub. Compr., 27-45.
- HARPER (J.L.) et OGDEN (J.), 1970. — The reproductive strategy of higher plants. 1. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. *J. Ecol.*, 58 : 681-698.
- HURLBERT (S.H.), 1978. — Notes on the measurement of overlap. *Ecol.* 63 (1) : 252-253.
- HUTCHINGS (M.J.), 1979. — Weight density relationship in ramet populations of clonal perennial herbs, with special reference to the  $-3/2$  power law. *J. Ecol.*, 67 (1) : 21-33.
- HUTCHINGS (M.J.) et BARKHAM (J.P.), 1976. — An investigation of shoot interaction in *Mercurialis perennis* (L.), a rhizomatous perennial herb. *J. Ecol.*, 64 : 723-743.
- HUTCHINSON (G.E.), 1958. — Concluding remarks. *Cold spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22 : 415-427.
- JACQUARD (P.), 1978. — Stratégies adaptatives chez les végétaux : aspects démographiques et niveaux d'étude. In *Recherches d'écologie théorique, les stratégies adaptatives*. Actes du Colloque d'écologie théorique. E.N.S. Paris, 300 pp.
- LEGENDRE (L.) et LEGENDRE (P.), 1979. — *Ecologie numérique*. Tome 2. *La structure des données écologiques*. Masson éd., Paris, 254 pp.

- LEVINS (R.), 1968. — *Evolution in changing environments*. Princ. Univ. Press, Princeton.
- Mc ARTHUR (R.H.) et LEVINS (R.), 1967. — The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Amer. Nat.*, 101 : 377-385.
- Mc NAUGHTON (S.J.) et WOLF (L.L.), 1970. — Dominance and the niche in ecological systems. *Science* 167 : 131-139.
- MONSI (M.), UCHIJIMA (Z.) et OIKAWA (T.), 1973. — Structure of foliage canopies and photosynthesis. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4 : 301-327.
- PARRISH (J.A.D.) et BAZZAZ (F.A.), 1976. — *Underground niche separation in successional plants*. *Ecol.*, 57 : 1281-1288.
- PIANKA (E.R.), 1974. — Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 71 : 2141-2145.
- PICKETT (S.T.A.) et BAZZAZ (F.A.), 1978. — Organisation of an assemblage of early successional species on a soil moisture gradient. *Ecol.*, 59 (6) : 1248-1255.
- RUWET (A.), 1980. — Contribution à l'étude phytosociologique et écologique du Pré des Forges à Mirwart (Province de Luxembourg). *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 112 : 171-178.
- SCHOENER (T.W.), 1974. — Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 1285 : 27-39.
- SINGH (J.S.), LAUENROTH (W.K.) et STEINHORST (R.K.), 1975. — Review and assessment of various techniques for estimating net aerial primary production in grasslands from harvest data. *Bot. Rev.*, 41 : 181-232.
- STERN (W.R.) et DONALD (C.M.), 1962. — Light relationships in grass-clover swards. *Aust. J. agric. Res.*, 13 : 599-614.
- WENT (F.W.), 1973. — Competition among plants. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 70 (2) : 585-590.
- WEST (N.E.) et GEESE (G.A.), 1984. — Average seasonal phytomass: a temporally independent index of herbaceous plant dominance. *Vegetatio*, 57 : 137-142.
- WHITE (J.) et HARPER (J.L.), 1970. — Correlated changes in plant size and number in plant populations. *J. Ecol.*, 58 : 467-485.
- WHITTAKER (R.H.), 1969. — Evolution of diversity in plant communities. *Brookhaven Symp. Biol.*, 22 : 178-196.
- WHITTAKER (R.H.), 1970. — *Communities and ecosystems*. Macmillan ed. New-York, 162 pp.
- WHITTAKER (R.H.), 1972. — Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21 (2/3) : 213-251.
- WHITTAKER (R.H.), LEVIN (S.A.) et ROOT (R.B.), 1973. — Niche habitat and ecotope. *Am. Nat.*, 107 : 321-338.

# DYNAMIQUE DES POPULATIONS D'UN RAVAGEUR DES PINS : *PISSODES NOTATUS* F. (Col., Curculionidae). I. MORTALITÉ PRÉIMAGINALE EN L'ABSENCE DE PARASITES\*

par Claude ALAUZET

Laboratoire d'Entomologie, Université Paul Sabatier,  
118, route de Narbonne — 31062 TOULOUSE Cedex

**MOTS-CLÉS :** Ravageurs forestiers - *Pissodes notatus* F. - *Pinus pinaster* AIT. - Développement - Mortalité

**KEY-WORDS :** Forest insects - *Pissodes notatus* F. - *Pinus pinaster* AIT. - Development - Mortality

## RÉSUMÉ (Travail original)

Le taux de survie de *P. notatus* au cours du développement sous-cortical est tout d'abord étudié pour des individus élevés au laboratoire sur des rondins de *Pin maritime*. Dans les conditions jugées les plus favorables, la mortalité minimale apparaissant entre le dépôt de l'oeuf et l'émergence de l'adulte est de l'ordre de 38 à 40 %.

Dans les conditions naturelles d'une forêt du Sud de la France (forêt de Bouconne, proche de Toulouse), l'estimation de la mortalité préimaginale d'origine non parasitaire affectant les populations de ce ravageur varie entre 43 et 45 % par génération suivant les années d'observation.

La généralisation de ces observations aux zones à climat plus froid et les conséquences de l'existence d'un potentiel de survie aussi élevé sont brièvement discutées.

Le petit Charançon des pins, *Pissodes notatus* F., est un prédateur bien connu en milieu forestier. Très largement répandu dans les pinèdes du Nord au Sud de l'Europe, ce ravageur peut, dans certaines conditions, présenter de dangereuses pullulations. Tel a été le cas entre 1966 et 1978 en forêt de Bouconne, dans le Sud de la France (proche de Toulouse) où cet insecte a entièrement détruit un jeune reboisement en Pin maritime (*Pinus pinaster* AIT.). Dans cette région, l'espèce comporte quatre stades larvaires ; elle est univoltine ; l'émergence des adultes issus de pontes déposées principalement en septembre-octobre et avril-mai a lieu en juillet et août suivants ; l'hivernation se fait à l'état d'adultes et sous forme de larves parvenues dans la majorité des cas au troisième stade.

Pour compléter les connaissances déjà acquises sur la dynamique des populations de ce charançon nous avons entrepris des recherches sur la mortalité affectant les différents stades préimaginaux. Connaître le taux de survie au cours du développement constitue, en effet, un élément capital puisqu'à partir de la ponte déposée la régression des effectifs durant cette période conditionne le nombre de géniteurs futurs de la génération en cours.

## SUMMARY (Original scientific paper)

*Populations dynamics of a forest pest : Pissodes notatus* F.  
(Coleoptera : Curculionidae)  
I. Non parasitic mortality of principal stages

The survival rates related to preimaginal stages of *P. notatus* during their underbark development were first estimated under laboratory conditions for insects reared in their natural substrates (pine trunks). In optimal conditions, the minimal mortality occurring in stages from egg to emerging adult affected about 38 to 40 % of the initial cohort.

In the natural conditions of a forest in southern France (Bouconne Forest, near Toulouse), the preimaginal non parasitic mortality appearing in wild populations on *Pinus pinaster* was slightly higher ; the rate averaged 43 to 45 % in every generation.

The generalisation of these observations to colder areas and some consequences of such a high survival ability were discussed.

Les causes de mortalité durant cette phase de la vie des individus sont nombreuses et parmi elles figure en particulier le parasitisme au sens large (organismes pathogènes, parasites et prédateurs). Mais l'action parasitaire se superposant à celle des autres facteurs limitants, nous n'envisageons ici que la mortalité d'origine non parasitaire, le rôle joué par les parasites étant précisé par ailleurs (ALAUZET, à paraître).

Nous avons donc tenté de définir :

— le potentiel de survie que *P. notatus* présente dans des conditions optimales de développement, c'est-à-dire des conditions expérimentales assurant les plus grandes chances pour qu'un individu atteigne le stade d'adulte libre,

— dans quelle mesure ce potentiel s'est exprimé dans la forêt de Bouconne dans l'hypothèse d'une absence totale de parasites et de prédateurs.

\* (Reçu le 1er avril 1986, accepté le 10 juin 1986)

# 1 — MATÉRIEL ET MÉTHODE D'ÉTUDE

## 1.1. Études en laboratoire

L'étude de la mortalité apparaissant au cours du développement embryonnaire a été réalisée en plaçant individuellement des oeufs fraîchement pondus dans des gouttes d'huile de paraffine (Nujol) déposées dans les alvéoles d'une plaque à godets. Ce dispositif empêche la dessiccation de l'oeuf et n'entraîne pas de perturbation dans le développement (RES-SOUCHE, 1969). Maintenus à  $22 \pm 0,5^\circ\text{C}$ , ces oeufs éclosent vers le 8ème jour. Tout oeuf non éclos au bout d'un mois est considéré comme mort. Nous avons ainsi observé 461 oeufs au total.

Utilisant le même dispositif expérimental nous avons également dénombré les éclosions de 26 et 32 oeufs exposés préalablement à  $0 \pm 0,5^\circ\text{C}$  pendant respectivement 24 et 48 h avant de les placer à  $22 \pm 0,5^\circ\text{C}$ .

Pour déterminer le taux de mortalité post-embryonnaire, l'expérimentation a été conduite sur des rondins de pin sain, fraîchement coupés, d'une longueur de 80 cm et d'un diamètre moyen compris entre 2 et 15 cm correspondant aux portions de fût exploitées par cet insecte dans la forêt (ALAUZET, 1973). Ces rondins sont paraffinés aux deux extrémités pour éviter une dessiccation trop rapide. Ils reçoivent pendant 24 h la ponte d'adultes capturés dans la nature. Les rondins sont ensuite stockés à  $19 \pm 1^\circ\text{C}$  et  $80 \pm 10\%$  d'H.R. Ils sont écorés au bout d'un temps variable suivant le stade de développement que l'on souhaite obtenir : environ 10 jours pour le 1er stade larvaire, 20 pour le 2ème, 35 pour le 3ème, 55 pour le 4ème, 75 pour les nymphes et 85 pour les adultes avant leur émergence (ALAUZET, 1985). Pour chacun des stades ainsi observés, on dénombre les individus vivants et les morts. L'ensemble de ces observations a porté sur plus de 25.000 individus répartis sur 290 rondins.

Un lot de 20 rondins de diamètre moyen 6,5 cm et ayant reçu des pontes suivant la méthode indiquée précédemment nous a permis de tester l'action de basses températures ( $0, -5$  et  $-15^\circ\text{C}$ ) sur les chances de survie des stades larvaires (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub> et L<sub>4</sub>). Pour cela, 4 rondins hébergeant chacun un stade larvaire précis ont été placés à  $0 \pm 1^\circ\text{C}$  pendant 7 jours, puis écorés pour dénombrer les cadavres et les individus vivants. La même opération a été répétée pour un séjour de 15 jours à  $0 \pm 1^\circ\text{C}$ , puis pour une semaine à  $-5 \pm 1^\circ\text{C}$ . Enfin le même type de test portant sur 2 rondins par stade a été effectué pour une température continue de  $-15 \pm 1^\circ\text{C}$  pendant une semaine. La population totale dénombrée durant cette expérimentation a été de 1 016 individus.

## 1.2. Études de terrain

Toutes les observations de terrain ont été effectuées dans la forêt de Bouconne. Elles consistent à évaluer l'ensemble des populations du charançon et de ses parasites émergents d'arbres considérés comme représentatifs des attaques de *P. notatus*.

Dans ce but, un certain nombre de pins attaqués par ce ravageur sont repérés au mois de septembre au sein du peuplement forestier. L'année suivante, en automne, ils sont abattus, découpés en rondins dont on mesure le diamètre moyen et raménés au laboratoire où ils sont entièrement écorés. Sur chacun d'entre eux, on dénombre les logettes nymphales quittées par le charançon et les cocons vides de ses parasites. Compte tenu du cycle biologique de cet insecte dans la région (ALAUZET, 1977), les logettes vides corres-

pondent à la génération qui s'est développée entre l'époque du repérage des arbres et leur prélèvement. Quant aux cocons de parasites, ils représentent autant de charançons de cette même génération qui en l'absence de parasites auraient émergé puisque les parasitoïdes rencontrés à Bouconne sont tous solitaires (ALAUZET, 1982). La sommation des logettes vides et des cocons de parasites fournit une idée de la population des charançons qui auraient émergé en l'absence de parasitisme. Ce type d'observation a porté sur 40 pins en 1975, 6 en 1976 et 4 en 1978.

Une simulation de l'évolution numérique des générations ayant conduit aux données relevées sur le terrain pour ces trois années est proposée. Cette simulation tient compte de deux phénomènes agissant ensemble sur les chances de survie depuis le dépôt de l'oeuf jusqu'à l'émergence réussie de l'adulte en l'absence de parasitisme ; il s'agit d'une part des taux de mortalité qui varient suivant les diamètres des portions de fût où s'effectue le développement et d'autre part de la fréquence de rencontre de ces diamètres dans l'échantillon d'arbres prélevés (il faut en effet rappeler que si l'on observe dans la nature une certaine concentration de la population sur les portions de fût caractérisées par un diamètre compris entre 6 et 7 cm plus de 50 % des individus évoluent cependant à des niveaux de l'arbre présentant un diamètre différent : ALAUZET, 1973).

# 2 — RÉSULTATS ET DISCUSSION

## 2.1. Mortalité au cours du développement préimaginal dans des conditions de laboratoire

Sur les 461 oeufs placés directement à  $22 \pm 0,5^\circ\text{C}$ , 83 (soit 18 %) n'ont pas éclos. Le pourcentage de mortalité « spontanée » retenu à l'issue de cette expérimentation est sans doute majoré par rapport à la réalité par les dommages causés au chorion lors de la manipulation des oeufs. Pour les oeufs placés préalablement à  $0 \pm 0,5^\circ\text{C}$  pendant 24 et 18 h le pourcentage de non éclosion n'a atteint que 15,4 %. On peut

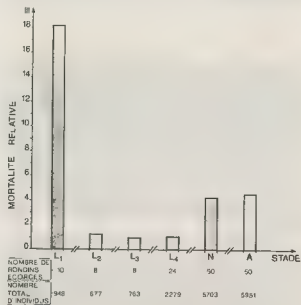


FIG. 1. — Mortalité relative par stade de développement chez *P. notatus* dans des conditions optimales de vie au laboratoire.

donc estimer que 85 % environ des oeufs se développent jusqu'à l'éclosion s'ils sont placés dans des conditions de température assez clémentes.

Pour la mortalité post-embryonnaire nous n'envisagerons dans le détail que les résultats obtenus sur des rondins de diamètre moyen de 6,5 cm, maintenant à  $19 \pm 1^\circ\text{C}$  (Figure 1). Sur ce type de support, la mortalité apparaît assez forte pour le 1er stade larvaire : 18 % environ. Il est très probable que le taux réel est encore plus élevé, la très petite taille de ce stade rendant difficile le dénombrement des cadavres. Aussi, on peut estimer que 20 % environ des larves écloses n'atteignent pas le 2ème stade. Pour les 2ème, 3ème et 4èmes stades larvaires, le taux de mortalité relative pour chacun d'eux est plus faible : 1 % environ par stade. Ce taux remonte à 4,1 % lors de la nymphose et à 4,6 % au moment de l'émergence réussie de l'adulte, 28 % environ des individus sont éliminés au total.

D'autre part, la mortalité post-embryonnaire totale varie avec le support sur lequel s'effectue le développement. En effet, les chances de survie sont fortement influencées par le diamètre des rondins (Figure 2). De part et d'autre du diamètre préférentiel de ponte situé à 6,5 cm (ALAUZET, 1973), les taux de mortalité totale réellement observée s'élèvent. Pour les faibles diamètres c'est essentiellement la mortalité larvaire qui augmente alors que pour les forts diamètres c'est la mortalité à l'émergence qui s'accroît (Tableau I). Il est à noter que les valeurs obtenues pour les larves se développant sur les rondins de diamètre égal ou supérieur à 9 cm sont certainement sous-estimées car il est d'autant plus difficile de compter les cadavres des jeunes larves que l'on est en présence d'écorces épaisses. Aussi, les taux de mortalité caractérisant ces larves sur de tels rondins doivent être tout aussi importants que ceux relevés pour des diamètres de 6,5 cm et moins. Dans ces conditions, la mortalité totale apparaissant pour les forts diamètres doit être corrigée et les valeurs ainsi obtenues sont nettement plus élevées que celles qui ont été observées (Figure 2 : valeurs estimées).

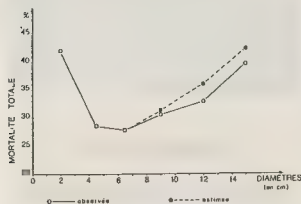


FIG. 2. — Mortalité totale observée et estimée au cours du développement sous-cortical de *P. notatus* au laboratoire en fonction des diamètres du tronc.

En dernière analyse, il apparaît que le support capable d'assurer les plus grandes chances de survie au cours du développement préimaginal correspond aux portions de fût dont le diamètre reste compris entre 6 et 7 cm, zones par ailleurs les plus attractives pour la ponte. Sur ce type de support, le taux de mortalité totale enregistrée entre le dépôt de l'oeuf et l'émergence de l'adulte atteint cependant 38 à 40 %.

Pour les rondins placés pendant 7 et 15 jours à  $0 \pm 1^\circ\text{C}$  et 7

TABLEAU I

Mortalités relatives moyennes obtenues en laboratoire pour les larves, les nymphes et les adultes de *P. notatus* en fonction de différents diamètres de tronc

| Ø moyen considéré (en cm) | Nombre de rondins écorcés | % de larves mortes | % de nymphes mortes | % d'adultes morts |
|---------------------------|---------------------------|--------------------|---------------------|-------------------|
| 2                         | 10                        | 36,7               | 6,6                 | 1,8               |
| 4,5                       | 25                        | 24,8               | 5                   | 0,3               |
| 6,5                       | 150                       | 21,1               | 4,1                 | 4,6               |
| 9                         | 45                        | 19,9               | 4,7                 | 9,1               |
| 12                        | 32                        | 16,7               | 3,9                 | 16,1              |
| 15                        | 28                        | 17,2               | 4,3                 | 23,8              |

jours à  $-5 \pm 1^\circ\text{C}$  nous n'avons pas constaté de mortalité significativement plus élevée que celle obtenue à  $19 \pm 1^\circ\text{C}$ . Par contre, à  $-15 \pm 1^\circ\text{C}$  et pour un séjour d'une semaine, la mortalité du 1er stade larvaire a atteint 83,4 %, celle du 2ème 76,9 % et celle du 3ème 70,2 % ; pour le 4ème stade, la mortalité n'a été que de 41 %. Il semble donc que seules des températures très basses et subies pendant assez longtemps soient susceptibles d'influencer les chances de survie au cours du développement post-embryonnaire chez *P. notatus*.

## 2.2. Mortalité en milieu naturel en l'absence de parasites

Durant la période de pullulation de *P. notatus* (de 1966 à 1978) les températures moyennes journalières n'ont jamais été inférieures à  $0^\circ\text{C}$  en septembre-octobre et avril-mai, époques correspondant à la présence des oeufs dans la nature (ALAUZET, 1977). De même, nous n'avons jamais enregistré pendant plusieurs jours consécutifs une température moyenne journalière inférieure à  $-5^\circ\text{C}$  en hiver, période où seules les larves sont présentes sur les arbres. En conséquence et à la vue des résultats obtenus en laboratoire et précédemment exposés, il ne semble pas que la température soit un facteur capable de limiter quantitativement les populations de ce charançon dans notre région.

Pour les zones présentant des conditions climatiques plus rigoureuses, il convient de remarquer que la ponte n'a lieu que durant les périodes les plus chaudes (KANGAS, 1938 ; BUKZEVA, 1965). D'autre part, le développement des larves s'effectuant sous la couche corticale des pins celle-ci joue un rôle protecteur certain et soustrait les individus aux températures minimales enregistrées lorsqu'elles sont d'assez courte durée. De plus, la possibilité pour les larves de 4ème stade d'entrer en diapause durant la mauvaise saison (ALAUZET, 1986) augmente très probablement leur résistance au froid. Il semble donc que la température ne puisse pas être considérée comme un facteur direct de mortalité au cours du développement dans la majeure partie de l'Europe.

Sur les 448 rondins correspondant à l'échantillon des 40 pins prélevés en 1975 nous avons recensé au total 11.631 charançons qui auraient pu émerger en l'absence de parasites. La température n'intervenant pas directement comme facteur limitant, en appliquant à chacun de ces rondins les différents taux de mortalité propres à chaque stade du développement et caractéristiques de son diamètre (définis précédemment par les études menées en laboratoire), on peut

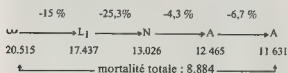
calculer successivement à partir de la population qui en a émergé, le nombre d'adultes qu'il a hébergés, puis celui des nymphes, des larves et enfin celui des oeufs qui ont été à l'origine de cette population. Si on effectue cette opération pour tous les rondins on peut, par sommation des valeurs obtenues pour chacun des stades, reconstituer les effectifs successifs des individus qui se sont développés sur l'ensemble des arbres de l'échantillon. Les différents taux de mortalité relative affectant chacun de ces stades peuvent alors être calculés (Tableau II).

TABLEAU II

Mortalité relative moyenne par stade chez *P. notatus* lors du développement dans la nature sans action parasitaire (échantillon : 40 arbres)

| Stade                                            | L <sub>1</sub> | L <sub>2</sub> | L <sub>3</sub> | L <sub>4</sub> | N     | A     |
|--------------------------------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|-------|-------|
| Mortalité relative par stade                     | 22,1 %         | 1,6 %          | 1 %            | 1,4 %          | 4,3 % | 6,7 % |
| Mortalité relative entre l'éclosion et la nymphe | 25,3 %         |                |                |                |       | 6,7 % |

En appliquant ce raisonnement aux données recueillies en 1975, les 11.631 individus recensés proviendraient de 20.515 oeufs déposés sur les 40 pins de l'échantillon comme l'indique le calcul rapide suivant :



Dans ce cas, la mortalité totale en l'absence de parasites aurait été de 43 % environ.

Le même type de calcul appliqué aux relevés de 1976 (2.414 individus) donne un taux voisin de 45 % et pour 1978 (1.916 individus) légèrement supérieur à 44 %.

On peut donc admettre que dans le biotope étudié chaque génération a vu ses effectifs diminuer de 43 à 45 % au cours de son développement sous-cortical sous l'action des facteurs limitants autres que le parasitisme.

Compte tenu de la plasticité du cycle biologique présenté par *P. notatus* suivant les conditions climatiques et de sa résistance aux basses températures durant son développement, cette simulation est peut-être généralisable à la majeure partie des pinèdes européennes.

## CONCLUSION

Les résultats de cette étude laissent supposer que dans la majeure partie de l'Europe les conditions climatiques ne semblent pas capables d'influencer directement le taux de survie de *P. notatus* au cours de son développement sous-cortical. Seules des températures extrêmement basses sévissant dans les zones les plus nordiques peuvent peut-être entraîner une certaine mortalité parmi les larves. L'absence de données relatives aux taux de mortalité apparaissant chez les autres espèces européennes du même genre et capable d'hiverner au stade larvaire (telles que *P. pini*, *P. piniphilus* ou *P. hircyniae*), rend impossible toute comparaison avec *P. notatus* ; pour *P. terminalis*, espèce nord-américaine, STARK et WOOD (1964) signalent que la majeure partie des larves sont tuées par les rigueurs de l'hiver ; il en est de même pour les individus de *P. strobi* qui n'ont pu achever leur développement avant la période froide (STEVENSON, 1967).

D'autre part, si dans des conditions optimales de développement *P. notatus* montre un taux de survie d'environ 60 à 62 %, dans les conditions naturelles d'une forêt du Sud de la France, l'ensemble des facteurs défavorables à l'exclusion du parasitisme n'exerce sur son développement qu'une action très limitée puisque 55 à 57 % des individus de chaque génération atteignent le stade adulte en l'absence de parasites et de prédateurs. Parmi les ravageurs des pins, ce charançon présente donc au cours de son développement un taux de survie assez élevé ; ce taux est voisin de celui que GERY et DUS-SAUSOY (1966) ont relevé pour *Diprion pini* dans la région parisienne, où les facteurs endogènes et abiotiques entraînent une mortalité de 49 % environ chez cet Hyménoptère Symphyte ; mais il s'avère très nettement supérieur à celui qui caractérise *Matsucoccus feytaudi* dans les Maures et l'Estérel où 9/10 des jeunes larves meurent faute d'avoir pu se fixer sur les pins (RIOM, 1979).

Si l'on considère que la fécondité potentielle des adultes de *P. notatus* est assez élevée (LAUGA et ALAUZET, 1983) et que le taux de mortalité d'origine endogène et abiotique apparaissant au cours de son développement dans les régions à climat tempéré et tempéré froid est relativement faible, on doit admettre que la régulation naturelle des populations de ce ravageur ne peut se faire que par des mécanismes différents : soit à l'état adulte dans l'expression réelle de sa fécondité potentielle, soit au cours du développement sous l'action du parasitisme et de la prédation.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALAUZET (C.), 1973. — Étude de la zone préférentielle de ponte de *Pissodes notatus* F. (Col., Curculionidae) sur *Pinus maritima* en l'absence de tout autre parasite. *Bull. Ecol.*, 4(2), 144-150.
- ALAUZET (C.), 1977. — Cycle biologique de *Pissodes notatus* (Col., Curculionidae) dans la région toulousaine (France). *Can. Ent.*, 109, 597-603.
- ALAUZET (C.), 1982. — Biocoenose de *Pissodes notatus* F. ravageur des pins maritimes en Forêt de Bouconne (Haute-Garonne : France). *Nouv. Rev. Ent.*, 12, (1), 81-89.
- ALAUZET (C.), 1985. — Développement sous-cortical d'un ravageur des pins : *Pissodes notatus* F. (Col., Curculionidae). I — Exigences thermiques du développement dans la nature. *Bull. Ecol.*, 16, (4), 265-268.
- ALAUZET (C.), 1986. — Développement sous-cortical d'un ravageur des pins : *Pissodes notatus* F. (Col., Curculionidae). II — Mise en évidence d'une diapause facultative. *Z. Angew. Ent.*, à paraître.

- BUKZEEVA (O.N.), 1965. — Duration of generations of the weevil *Pissodes notatus* D. (Col., Curculionidae) in the Woronezh region. *Ent. Oboz. USSR*, 44, 1, 22-24.
- GERI (C.) et DUSSAUSOY (G.), 1966. — Étude d'une population de *Diprion pini* (Hym., Symphyte) en forêt de Fontainebleau. II. Établissement d'une table de mortalité. *Ann. Soc. Entom. Fr.*, 11, 2, 535-548.
- KANGAS (E.), 1938. — Zur Biologie und Verbreitung der *Pissodes* Arten (Col., Curculionidae) Finnlands. *Ann. Ent. Fenn.*, 4, (1), 1-46.
- LAUGA (J.) et ALAUZET (C.), 1983. — Dynamique des populations d'un ravageur du pin : *Pissodes notatus* F. (Col., Curculionidae). Optimum de ponte et modèle de fécondité. *Act. Oecol. Applic.*, 4, (2), 81-89.
- RESSOUCHE (A. P.), 1969. — Premières observations sur le développement embryonnaire de *Pissodes notatus* (Col., Curculionidae). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 269 191-194.
- RIOM (J.), 1979. — Étude biologique et écologique de la cochenille du pin maritime *Matsucoccus feytaudi* Ducasse 1942 (Coccoidea, Margarudidae, Xylococcinae) dans le Sud-Est de la France. IV. Potentiel biotique et dynamique des populations. *Ann. Zool. Ecol. Animal.*, 11, 3, 397-456.
- STARK (R.W.) et WOOD (D.L.), 1964. — The biology of *Pissodes terminatus* Hopping (Coleoptera : Curculionidae) in California. *Can. Ent.*, 96, 1208-1218.
- STEVENSON (R.E.), 1967. — Notes on biology of Engelmann spruce weevil, *Pissodes engelmanni* (Curculionidae : Coleoptera) and its parasites and predators. *Can. Ent.*, 99, 201-213.



## Tribune

### ÉVOLUTION DES ÉCOSYSTÈMES ET SPÉCIFICATION : LE RÔLE DES CYCLES CLIMATIQUES

par Patrick BLANDIN

Laboratoire de Zoologie et U.A. 258 du C.N.R.S.  
École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm — 75230 PARIS Cedex 05 France

Dans son récent ouvrage «Biogéographie évolutive», BLONDEL (1986) a illustré l'importance des changements climatiques dans l'évolution des espèces. Dans le domaine tropical, de nombreux travaux, en faisant appel à ces phénomènes, ont conduit à l'élaboration de la théorie des refuges forestiers. Les premiers linéaments en sont dus aux lépidoptéristes FOX (1949) et TURNER (1965), le développement à l'ornithologue HAEFFER (1969), à l'herpétologue VANZOLINI (1970) et au botaniste PRANCE (1973). Selon cette théorie, les forêts intertropicales couvrent en continu de larges espaces lors des périodes chaudes et humides et se résorbent, pendant les phases plus sèches et plus froides, en blocs séparés par de larges étendues de savanes. Les isolements qui en résultent seraient à l'origine des différenciations de niveau péripécifique observées actuellement entre de nombreux groupes de populations d'espèces forestières. De façon analogue, la régression et la fragmentation des savanes en période chaude et humide auraient joué dans le déterminisme de l'évolution de diverses espèces savanicoles, ce qu'a bien montré LOURENÇO (1986) à propos de Scorpions néotropicaux.

L'isolement n'est pas en soi une cause suffisante pour expliquer les divergences d'évolution entre groupes de populations isolés dans différents refuges. Il faut en outre que se différencient les systèmes de sélection auxquels sont soumises les populations séparées. Une interprétation précise des phénomènes passe donc évidemment par une approche écosystémique.

#### La structure interactive des écosystèmes et ses conséquences sur l'évolution des espèces

Dans un écosystème, chaque espèce constitue un noeud au sein d'un réseau d'interactions. En conditions stables, le fonctionnement de celui-ci assure une sélection normalisée. Toute modification de l'une des espèces est donc susceptible de retentir, plus ou moins directement, sur la structure du patrimoine génétique des autres, en modifiant les contextes sélectifs auxquels elles sont soumises. Ce phénomène doit être d'autant plus prononcé qu'il affecte des espèces plus étroitement interactives. Ceci conduit à recher-

cher au sein des écosystèmes les assemblages d'espèces ayant entre elles des interactions particulièrement fortes, constituant ce que l'on peut appeler des grains d'interactions denses ou cénons (LAMOTTE et BLANDIN, 1985). Si de tels sous-systèmes existent, des modifications de leur composition pourraient avoir des conséquences marquées sur les espèces qui en font partie, tandis que celles qui ne sont pas insérées dans des réseaux d'étroites interactions devraient se montrer moins sensibles à des modifications de la composition des écosystèmes.

#### Fragmentation des écosystèmes et effets de fondation

La fragmentation d'un écosystème, donc de toute population qui en fait partie, produit des sous-populations entre lesquelles les flux géniques sont interrompus et dont quelques unes peuvent se trouver avoir de faibles effectifs. Depuis MAYR (1942), on connaît l'importance de l'effet de fondation qui en résulte : à l'échelle d'un couple d'allèles, les fréquences peuvent être modifiées comme lors de tout tirage au sort d'un échantillon d'effectif limité ; il peut même y avoir élimination d'un des deux allèles. Il s'agit là d'un effet de fondation de premier ordre (LAMOTTE, 1985). Ce phénomène peut évidemment se produire simultanément pour de nombreux gènes, or l'on sait que la valeur sélective d'un allèle dépend de la composition particulière du génotype dont il fait partie : de nouveaux équilibres entre allèles vont ainsi s'établir dans chaque sous-population, en fonction de son patrimoine génétique. Ce phénomène a été appelé effet de fondation de deuxième ordre (LAMOTTE, 1985).

Ces effets peuvent être à l'origine d'une divergence entre sous-populations isolées, même si les conditions de milieu et l'organisation des écosystèmes restent identiques. Cependant, des différences peuvent également s'instaurer à l'échelle des écosystèmes séparés par fragmentation d'un écosystème initial. En fonction du degré d'hétérogénéité horizontale de celui-ci, ses fragments peuvent être d'emblée plus ou moins différents. En outre, les effets de lisière deviennent proportionnellement plus importants. Les superficies réduites peuvent provoquer l'extinction de certaines espèces, événements de moins en moins compensés au fur et à mesure que la

régression des superficies accroît les distances entre refuges. Dans chacun de ceux-ci, il en résulte une réorganisation des réseaux d'interactions, que l'on peut appeler effet de fondation de troisième ordre (LAMOTTE, 1985).

### Exemple chez des Lépidoptères néotropicaux

Divers groupes de papillons d'Amérique tropicale, qui offrent de remarquables exemples de complexes mimétiques müllériens, ont particulièrement alimenté la réflexion sur le rôle des refuges forestiers. BROWN *et al.* (1974) et TURNER (1975) ont analysé en détail le cas des deux mimes *Heliconius erato* et *H. melpomene*, qui montrent de très fortes variations géographiques de leur patron (pattern) aposématique commun. Ce «polytypisme» très prononcé d'un complexe mimétique largement répandu en Amérique tropicale a été interprété par TURNER (1977) d'une façon qui cadre parfaitement avec la notion d'effet de fondation de troisième ordre.

De fait, selon TURNER, la principale conséquence de la fragmentation d'une vaste forêt en refuges de dimensions restreintes serait l'extinction d'un certain nombre d'espèces. D'un refuge à l'autre, celle-ci se réaliserait de façon désordonnée : la part du hasard jouant dans les processus d'extinction ferait que les assemblages d'espèces qui en résultent n'auraient pas nécessairement des compositions identiques, même si les dimensions des refuges permettent *a priori* la coexistence d'espèces en nombre équivalents. De tels phénomènes peuvent conduire à la réorganisation des complexes mimétiques autour d'espèces «leaders» différentes, en entendant par là celles qui sont les mieux protégées vis-à-vis des prédateurs, soit du fait de leur abondance, soit par leur pouvoir répulsif. La sélection opérée par les prédateurs peut alors faire converger les espèces moins protégées vers les précédentes, et ce de façon rapide lorsque le déterminisme génétique des patrons aposématiques est simple, ce qui a été démontré chez les *Heliconius* (TURNER, 1977). En outre, comme peu de gènes sont impliqués dans ce déterminisme, des effets de fondation de premier ordre les concernant pourraient avoir des conséquences marquées sur l'équilibre des complexes mimétiques müllériens.

Ces complexes forment des entités organisées selon une nette stratification verticale (PAPAGEORGIS, 1975) et peuvent être considérés comme autant de cérons, dans le cadre de leurs interdépendances particulières avec les plantes pourvoyeuses des substances défensives, avec divers mimes baténiens et avec les vertébrés prédateurs (LAMOTTE et BLANDIN, 1985). Ils illustrent bien le rôle possible des effets de fondation de différents ordres dans leur diversification géographique.

En revanche, lorsqu'il s'agit d'espèces soumises à des systèmes de sélection dépendant peu de relations interspécifiques étroites, les conséquences de la fragmentation des écosystèmes seront bien moindre. Chez les Nymphalidae Brassolinae néotropicaux, par exemple, le polytypisme est généralement faible. Il s'agit d'espèces qui présentent au repos un patron cryptique et, dans ce cas, le système de sélection normalisante n'a qu'une faible probabilité de changer du simple fait de l'isolement des refuges (BLANDIN, 1978).

### Alternances climatiques et dynamique évolutive

A la suite de la fragmentation d'un écosystème, les divergences provoquées par les effets de fondation peuvent aboutir à la formation de différentes espèces qui peuvent rester écologiquement très proches et donc être potentiellement redondantes d'un point de vue fonctionnel.

Le retour de conditions climatiques favorables permet l'extension des écosystèmes à partir des zones de refuge et, éventuellement, leur réunion en un écosystème à nouveau continu. Dans les régions où s'imbriquent des systèmes écologiques issus de refuges différents, il peut ainsi se former des assemblages d'espèces fonctionnellement redondants enrichis par rapport à la situation antérieure. Ceci conduirait vraisemblablement à l'instauration d'une disposition en mosaïque, les divers assemblages s'organisant en systèmes structurellement et fonctionnellement équivalents, mais à compositions spécifiques en parties différentes ; dans ces conditions, la sélection normalisante peut favoriser la sédentarité (BLANDIN *et al.*, 1976 ; BLANDIN, 1980a, b).

Le développement d'une mosaïque horizontale favorise la diversification structurale des cérons, laquelle, en produisant des systèmes de sélection divergents, contribue à l'accroissement du polytypisme des espèces, et ce d'autant plus facilement que celles-ci sont davantage sédentaires, les échanges génétiques étant alors réduits entre populations occupant des éléments de mosaïque éloignés. Cette situation favorise à son tour l'instauration de divergences entre cérons lors d'une nouvelle phase de fragmentation.

La figure 1 propose une représentation synthétique de ces conceptions. Elle montre comment la répétition cyclique des alternances climatiques pourrait conduire à un accroissement de la richesse spécifique globale des écosystèmes. Cette hypothèse doit toutefois être modulée, l'enrichissement devant être *a priori* plus important dans le cas de systèmes formant des grains d'interactions denses que dans celui de systèmes à interactions diffuses.

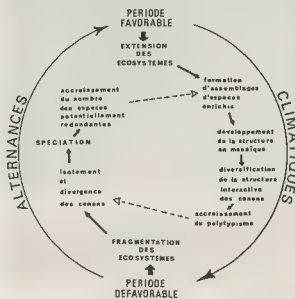


FIG. 1. — Transformation des écosystèmes et diversification des espèces : l'enchaînement des mécanismes.

Les mécanismes envisagés pourraient peut-être contribuer à mieux comprendre le problème des gradients latitudinaux de richesse spécifique, qui n'a pas encore fait l'objet d'explication vraiment satisfaisantes (BLONDEL, 1986). On pourrait par exemple se demander si les conditions régnant en milieu tropical ne faciliteraient pas l'émergence de systèmes hautement interactifs, lesquels, selon les idées présentées ici, seraient particulièrement sensibles aux effets de fondation de troisième ordre et donc capables de subir des divergences aboutissant fréquemment à la spéciation. Dans cette perspec-

tive, l'hypothèse «du premier maillon» proposée par LAVELLE (1986) est particulièrement séduisante. Selon cet auteur, les relations mutualistes entre racines et microflore seraient d'autant plus efficaces que la température est plus élevée : il en résulterait une exploitation des sources de nutriments plus poussée en milieu tropical, ce qui permettrait une diversification des espèces végétales et un accroissement de la productivité primaire favorisant à son tour la diversification de toutes les espèces à chaque niveau des chaînes trophiques. Toutefois, il ne suffit pas d'un élargissement du spectre des ressources pour que s'accroisse automatiquement le nombre des espèces : encore faut-il qu'interviennent des mécanismes producteurs de nouvelles espèces : on voit alors le rôle fondamental des alternances climatiques.

# Remerciements

Je remercie vivement le Professeur M. LAMOTTE et le Dr. P. LAVELLE pour leurs commentaires sur le manuscrit

# RÉFÉRENCES

- BLANDIN (P.), 1978. — Contribution à la biogéographie néotropicale : espèces endémiques, espèces polytypiques et super-espèces chez les Brassolinae (Lepidoptera). *C.R. Soc. Biogéogr.*, 471, 9-28.
- BLANDIN (P.), 1980a. — Évolution des écosystèmes et stratégies cénotiques. In : BARBAULT (R.), BLANDIN (P.) & MEYER (J.A.) eds.: *Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives*. Maloine, Paris, 221-235.
- BLANDIN (P.), 1980b. — Stratégies adaptatives et organisation spatiale des écosystèmes. In : BOULIGAND (Y.), éd.: *La morphogénèse, de la biologie aux mathématiques*. Maloine, Paris, 169-172.
- BLANDIN (P.), BARBAULT (R.) & LECORDIER (C.), 1976. — Réflexions sur la notion d'écosystème : le concept de stratégie cénotique. *Bull. Ecol.*, 7 (1), 391-410.
- BLONDEL (J.), 1986. — *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris, 221 p.
- BROWN (K.S. Jr.), SHEPPARD (P.M.) & TURNER (J.R.G.), 1974. — Quaternary refugia in tropical America : evidence from race formation in *Heliconius* butterflies. *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B, 187, 369-378.
- FOX (R.M.), 1949. — The evolution and systematics of the Ithomiidae (Lepidoptera). *Bull. Univ. Pittsburg*, 45, 36-47.
- HAFFER (J.J.), 1969. — Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165, 131-137.
- LAMOTTE (M.), 1985. — L'intervention du hasard dans les mécanismes de l'évolution. *Le Courrier du CNRS*, 59, 33.
- LAMOTTE (M.) & BLANDIN (P.), 1985. — La transformation des écosystèmes, cadre et moteur de l'évolution des espèces. In : BULLINI (L.), FERRAGUTI (M.), MONDELLA (F.) & OLIVERIO (A.) eds.: *La Vita e la sua Storia*. Scientia, Milan, 161-190.
- LAVELLE (P.), 1986. — Associations mutualistes avec la microflore du sol et richesse spécifique sous les tropiques : l'hypothèse du premier maillon. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 302, série III, n°1, 11-14.
- LOURENÇO (W.R.), 1986. — Biogéographie et phylogénie des Scorpions du genre *Rhopalurus* Thorell, 1876 (Scorpiones, Buthidae). *Mém. Soc. r. belge Ent.*, 33 : 129-137.
- MAYR (E.), 1942. — *Systematics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press, New-York, 334 p.
- PAPAGEORGIS (C.), 1975. — Mimicry in neotropical butterflies. *Amer. Scient.*, 63, 522-532.
- PRANCE (G.T.), 1973. — Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon Basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. *Acta Amazonica*, 3, 5-28.
- TURNER (J.R.G.), 1965. — Evolution of complex polymorphism and mimicry in distasteful South American butterflies. *Proc. XII Int. Congr. Ent. London*, 1964, 267.
- TURNER (J.R.G.), 1975. — A tale of two butterflies. *Natural History*, 84, 28-37.
- TURNER (J.R.G.), 1977. — Forest refuges as ecological islands : disorderly extinction and the adaptive radiation of muellerian mimics. In : DESCIMON (H.) éd.: *Biogéographie et évolution en Amérique tropicale*. Publ. Lab. Zool. ENS, 9, 98-117.
- VANZOLONI (P.E.), 1970. — Zoologia sistemática, geografia e a origem das espécies. *Inst. Geografica. Sao Paulo. Série teses e monografias*, 3, 1-56.



## RÉSUMÉS DE THÈSES

Janine GIBERT. — **Écologie d'un système karstique jurassien : hydrogéologie, Dérive animale, Transits de matières, Dynamique de la population de *Niphargus* (Crustacé Amphipode).** Thèse de Doctorat d'État soutenue le 13 juin 1986 devant l'Université de LYON I - JURY : MM. R. BARBAULT, G. CASTANY, D.C. CULVER, R. GINET, C. JUBERTHIE, R. ROUCH, A.L. ROUX, Équipe «Hydrobiologie et Écologie souterraines». U.A. - C.N.R.S. 367 «Écologie des Eaux Douces». Université Claude Bernard LYON I, 43 Bd. du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne cedex (FRANCE) (372 pages, 63 tableaux, 130 figures, 27 annexes, 398 réf. biblio.).

Les progrès accumulés dans la connaissance du monde souterrain pendant les vingt dernières années, l'étendue, la localisation et la variété de ses biotopes, de même que la diversité, l'abondance et la dynamique de ses peuplements conduisent à reconsidérer les schémas simples et très généraux proposés au début de la Biospéologie. Malgré son étiquette d'**écosystème simplifié**, au petit nombre de paramètres, aux variations atténuées, aux peuplements à faible richesse spécifique, l'**écosystème karstique est un ensemble complexe** qui évolue dans le temps et se trouve en étroite dépendance du monde épigé dont il reçoit la matière et l'énergie nécessaires à son économie. Comme tous les autres milieux, il est le siège de la concurrence et relève d'une somme d'équilibres fragiles. C'est aussi un **ensemble dynamique** qui, à travers ses caractéristiques propres, répond aux mêmes lois écologiques que le monde de la surface. En dépit de ses difficultés d'étude, le milieu souterrain apparaît comme un milieu expérimental idéal pour tester les théories écologiques à différents niveaux : populations, communautés biologiques ou écosystème, ce qui explique le nombre des synthèses récemment publiées (GINET et DECOU, 1977; CULVER, 1982; 1985; JUBERTHIE, 1983, 1984). C'est ainsi que, partant d'une conception descriptive, analytique et statique de la Biologie Souterraine, les idées ont progressivement évolué vers une approche quantitative, dynamique et fonctionnelle. L'évolution de cette idée de la biospéologie ne peut se faire que de concert avec d'autres disciplines et en particulier l'**hydrogéologie** dont l'impact sur l'ensemble n'est plus à démontrer dans les études du domaine aquatique souterrain.

Une étude à caractère pluridisciplinaire a été entreprise dans un massif calcaire jurassien de faible dimension. Cette étude a été abordée à différents niveaux de perception et à différentes échelles de temps et d'espace, en sachant bien qu'il est impossible de décrire un écosystème de façon exhaustive et que donc toutes ses variables d'état ne seront pas prises en considération.

Dans la première partie sont rassemblés les éléments nécessaires à la connaissance du milieu choisi : le massif karstique de DORVAN-CLEYZIEU (département de l'Ain). Une description détaillée des principales composantes du système

karstique, de leur agencement spatial, de leur structure est d'abord effectuée. À partir de données hydrodynamiques, hydrochimiques et d'expérience de traçage, les modalités de la circulation des eaux sont mises en évidence. Le fonctionnement hydrologique est abordé à l'échelle du massif.

Dans la deuxième partie sont étudiés les peuplements ainsi que les matières organiques potentiellement disponibles pour l'alimentation de *Niphargus*. Les taxons dominants qui assurent les flux trophiques quantitativement influents sont repérés, de même que les taxons-clés ou descripteurs faunistiques spécifiques de milieux souterrains. Des entités biocénétiques, au sein desquelles les espèces souterraines ont plus ou moins d'importance, sont ainsi définies.

Dans la troisième partie, l'étude est perçue à l'échelle de la population. La stratégie démographique de *Niphargus rhodanensis* est considérée, à travers la valeur adaptative de ses profils démographiques et d'un point de vue bioénergétique, comme la résultante du partage des ressources entre les différents besoins de l'organisme. Cet animal aquatique qui se trouve au sommet de la pyramide nutritionnelle de ce karst doit intervenir de manière prépondérante dans les flux trophiques.

Enfin, à partir de tous ces éléments, un modèle général de fonctionnement hydrobiologique d'un karst jurassien est proposé, pouvant être adapté peut-être à d'autres karsts de même type.

La première partie de ce travail est relative à l'étude hydrodynamique d'un karst jurassien de basse montagne.

### CHAPITRE 1 : L'ENVIRONNEMENT PRÉSENTATION DU MILIEU

Le découpage de la chaîne jurassienne en plateaux et en fausses couches hachées par des accidents tectoniques et des vallées encaissées, conduit à l'individualisation de massifs calcaires et marneux formant des unités hydrogéologiques. Le massif de DORVAN-CLEYZIEU correspond à l'une de ces unités. Situé dans le Jura méridional, sur la bordure SW du Jura externe, c'est un karst de basse montagne (10 km<sup>2</sup> de superficie, altitude moyenne de 620 m et dénivelé moyen de 126 m/km). Il constitue un ensemble karstique étagé caractérisé : dans la zone supérieure, par un aquifère épikarstique avec un drain principal sous-cutané correspondant au ruisseau et à l'exsurgence de la grotte du CORMORAN (écoulement permanent, régime vadose) ; dans la zone intermédiaire (zone de transfert vertical), par un drain profond plus important que le précédent et parcourant la grotte du CROCHET (régime vadose, écoulement permanent) ; dans la zone inférieure, par un drain principal émergent au PISSOIR, au niveau de l'Albarne (régime semi-noyé et noyé, écoulement temporaire). Ce karst se développe au-dessous du niveau de

base actuel (entre 20 et 50 m). Les relations entre les différencées zones ont été mises en évidence par une expérience de multitraçage.

Né il y a plus de 100 millions d'années, ce karst a traversé au gré des époques géologiques des phases de développement et des phases de repos. La première karstification remonte vraisemblablement au Tertiaire (Eocène). La structure actuelle est principalement liée à la phase de plissement finitertiaire responsable du glissement généralisé de la couverture vers le NW. L'ossature des plis se débite en «coins» limités par des failles et des effondrements. Au cours de l'évolution Quaternaire (Pléistocène), les glaciations ont eu un rôle direct et indirect, action directe des glaciers au RISS, nivo-karst accentué pendant le WURM, remblaiement fluvioglaciaire de la Cluse de TORCIEU et ennoiment corrélatif du karst inférieur au WURM et au TARDIGLACIAIRE. Le modèle de surface est peu spectaculaire en raison de la nature biodétritique des calcaires du Jurassique moyen (BATHONIEN et BAJOCEIN) qui sont responsables d'abondants résidus argileux de décalcification masquant les formes karstiques. La végétation recouvre de 80 à 90 % la surface du sol (prairies et cultures, 50 %; forêts, 40 %; landes et groupements de bords de ruisseau, 10 %). Toutes les eaux superficielles (BIEF RAVINET) et souterraines (CORMORAN, PISSOIR) s'écoulent en direction NW de la cluse de TORCIEU (plaine alluviale de la rivière l'ALBARINE).

## CHAPITRE II : FONCTIONNEMENT HYDROLOGIQUE DU KARST DE DORVAN-CLEYZIEU

L'analyse hydrodynamique des aquifères et l'établissement de bilans hydrologiques reposent sur la connaissance des volumes d'eau qui entrent et sortent du massif.

Les apports sont constitués essentiellement par les précipitations atmosphériques. Une étude a donc été consacrée à l'hydrométéorologie. La répartition des pluies au cours de l'année est irrégulière et variable avec cependant un maximum en automne et en hiver (en moyenne 1.570 mm par année à DORVAN, altitude 535 m). Les modules pluviométriques augmentent avec l'altitude. L'enneigement est occasionnel et peu important. Les températures moyennes sont comprises entre 6,7°C (altitude supérieure du massif) et 10,4°C (altitude inférieure du massif). L'évapotranspiration réelle constitue en moyenne 36 % des précipitations. Elle est toujours forte de juin à octobre, période où s'observent les étages des sources et du cours d'eau. La recharge des aquifères se fait durant l'hiver et le printemps lorsque l'évapotranspiration est moindre. En moyenne, au cours d'une année, il y a 60 % du volume d'eau tombant sous forme de précipitations qui est susceptible de ruisseler en surface ou de s'infiltrer dans le karst.

Les sorties sont constituées en surface par le cours d'eau superficiel le BIEF RAVINET et en milieu souterrain par les émergences du CORMORAN et du PISSOIR. Le régime de ces deux exutoires est de type pluvial simple à maximum hivernal et minimum estival et à faible influence nivale. Le module annuel du CORMORAN est de 4,2 l/s km<sup>2</sup>. Des liaisons sont mises en évidence entre l'épikarst et la zone noyée. L'exutoire du PISSOIR réagit plus directement et plus rapidement aux précipitations que le ruisseau du CORMORAN; dans la zone superficielle, il se produit un effet de rétention au niveau de l'écoulement. Des réserves pérennes y apparaissent comme non négligeables; elles sont de l'ordre de 4.000 à 13.000 m<sup>3</sup>, et contribuent, à court ou à moyen terme, à l'alimentation du karst noyé. Grâce aux limnigraphes installés sur le BIEF RAVINET en amont et en aval de la source, on a pu montrer que l'émergence du PISSOIR

évacuait 51 % des eaux souterraines contre 49 % pour les griffons environnants (année 1982). S'agissant d'un trop-plein, le tarissement de la source en juillet-août est donc compréhensible.

Le bilan hydrologique des eaux a été effectué à deux niveaux :

a) l'un concerne le bilan hydrologique des eaux souterraines du Massif de DORVAN: superficie 5,8 km<sup>2</sup> dont 4,95 km<sup>2</sup> pour le bassin d'alimentation du PISSOIR et de ses griffons secondaires et 0,85 pour celui de la nappe; le ruisseau souterrain du CORMORAN ne représente guère qu'une zone de drainage de 0,14 km<sup>2</sup>. Les évaluations des divers composants du bilan hydrologique sont les suivantes : précipitations 1.572 mm (100 %); évapotranspiration réelle 572 mm (36 %), écoulement à l'exutoire principal 446 mm (28 %); écoulements souterrains déduits : 554 mm (36 %). L'infiltration moyenne de 64 % correspond à un rendement hydrologique moyen typique d'un karst tempéré humide de basse montagne.

b) l'autre concerne le bilan hydrologique des eaux superficielles et souterraines (Massif de DORVAN-CLEYZIEU : superficie 10,5 km<sup>2</sup>). Sur les 60 % des précipitations qui correspondent aux écoulements, 15 % se font sur la partie superficielle du karst (BIEF RAVINET) et 45 % correspondent à l'infiltration (écoulements souterrains suivants : PISSOIR 13 %, griffons secondaires 11 % écoulement vers la nappe de l'ALBARINE 15 % et écoulement des sources captées 5 %).

Les bilans hydrologiques confirment l'existence d'un important transit d'eau en milieu souterrain et aussi d'un stockage dans les zones saturée et non saturée du karst.

## CHAPITRE III : CHIMIE DES EAUX : LES TRACEURS DANS L'HYDRODYNAMISME

Plusieurs campagnes d'analyses hydrochimiques ont été effectuées : les unes visant à rechercher les variations au cours d'un cycle hydrologique (hautes eaux, basses eaux), les autres plus détaillées, étudiant les conditions particulières que sont les crues. Elles concernent les écoulements drainant les différents horizons aquifères des compartiments décrits précédemment (Chapitres I et II). L'étude porte sur les cations : Ca<sup>++</sup>, Mg<sup>++</sup> et sur les anions : HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>, Cl<sup>-</sup>, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, SO<sub>4</sub><sup>-</sup>, PO<sub>4</sub>H<sub>2</sub><sup>-</sup>, SiO<sub>2</sub>, ainsi que sur la température, le pH, l'oxygène dissous et la conductivité.

Un gradient géochimique vertical a été mis en évidence à l'échelle du massif : la minéralisation des eaux de la zone noyée n'est pas acquise en totalité dès les premiers mètres. Il se produit une augmentation progressive de la charge en ions dissous (Ca<sup>++</sup>, Mg<sup>++</sup>, HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> et SO<sub>4</sub><sup>-</sup>). Les eaux de l'aquifère inférieur sont plus minéralisées (entre 300 et 400 µS) que celles de l'aquifère supérieur (entre 100 et 285 µS pour les percolations et entre 170 et 370 µS pour le ruisseau du CORMORAN). Les variations saisonnières sont bien marquées dans les eaux de l'aquifère épikarstique, ce phénomène est en relation avec la proximité de la surface du sol. L'impact des pratiques agricoles sur la qualité des eaux souterraines se fait sentir au niveau du cours d'eau du CORMORAN pour les ions Cl<sup>-</sup> (jusqu'à 8 mg/l) et pour les ions NO<sub>3</sub><sup>-</sup> (jusqu'à 14,7 mg/l). Cet état de contamination reste actuellement faible et localisé. Pour la zone noyée, les valeurs de ces ions sont conformes à celles des terrains calcaires jurassiens non contaminés.

L'étude particulière des crues a montré la complexité des variations des ions : ce phénomène est dû à l'existence de différents réservoirs intercommuniquants dans l'aquifère : celui de la zone noyée qui participe de manière importante à

l'acquisition des caractéristiques chimiques (les eaux de la réserve sont bien minéralisées); celui de la zone non saturée avec l'infiltration lente mais également l'infiltration rapide des conduits karstiques très développés qui permettent l'écoulement rapide des eaux et par conséquent la transmission sans grande modification de leurs caractéristiques jusqu'à l'exutoire. Il s'établit alors un système de drainage organisé. L'étude des débits permet de souligner l'importance de la zone d'infiltration et du rôle prépondérant de l'épikarst (qui sert de tampon à l'infiltration) sur le fonctionnement de la zone noyée.

La deuxième partie concerne l'étude des peuplements dérivants et des transits de matières en relation avec le ravitaillement énergétique souterrain.

#### CHAPITRE IV : ÉCHANTILLONNAGE DE LA FAUNE AQUATIQUE KARSTIQUE

Les différentes techniques utilisées pour la récolte de la faune sont énumérées. La méthode choisie est le **filtrage** des eaux : filtrage en continu au niveau de l'épikarst et filtrages limités aux crues pour la zone noyée. L'entraînement vers l'aval des organismes aquatiques vivants constitue la **dérive animale**. Le prélèvement de dérive en un point du karst draine différents types de circulations d'eau donc différents milieux; il prend en compte la faune amont, inaccessible directement, et présente ainsi un caractère de représentativité globale bien supérieur à celui du benthos.

Divers aménagements ont été nécessaires pour faire ces filtrages. En milieu souterrain, dans l'épikarst, deux types d'écoulement ont été étudiés : les percolations (débit moyen annuel 1,05 m<sup>3</sup>/jour), le ruissellement subhorizontal (débit moyen annuel 4,2 l/s). Pour ce dernier, la dérive de fond et la dérive de surface des organismes ont été récupérées. Au niveau des exutoires du CORMORAN et du PISSOIR des filets ont été également installés. Au total, cinq points d'échantillonnage de faune sont répertoriés.

#### CHAPITRE V : COMPOSITION ET FACTEURS INTERVENANT DANS L'ÉVOLUTION DE LA DÉRIVE ANIMALE

La dérive animale en milieu souterrain épikarstique a été étudiée de décembre 1977 à décembre 1980. Dans les premières circulations souterraines constituées par les percolations de la grotte du CORMORAN, 12 unités systématiques aquatiques ont été recensées. Parmi ces unités, se dégage un petit groupe d'éléments constants et dominants : Harpacticoïdes (56 %), Collembolles Symphyléones (13 %), *Speocylops* (12 %), Oligochètes (5 %), Collembolles Arthropléones (3 %). Au niveau du ruisseau souterrain le nombre d'unités systématiques est supérieur à celui des percolations : 46 aquatiques et 30 terrestres. Le Copépode *Speocylops cf. proserpinæ* domine les autres taxons (64 % en dérive de surface et 57 % en dérive de fond). *Niphargus* est plus abondant dans la dérive de fond (15 %) que dans celle de surface (2,5 %); il en est de même pour les Hydracariens et les larves de Diptères. La faune terrestre constitue 30 % de la dérive totale en surface et seulement 4 % sur le fond.

Le nombre d'organismes qui dérivent est en moyenne de 93 individus par mois aux percolations et 888 dans le ruisseau souterrain. Les densités sont respectivement de 44 ind./10 m<sup>3</sup> et 22 ind./100 m<sup>3</sup>. Les milieux proches de la surface du sol ne possédant aucune relation avec les aquifères de type interstitiel apparaissent très peuplés d'animaux essentiellement autochtones. En effet, on n'observe jamais d'arrivées plus

massives d'organismes épigés à l'exception de larves de Chironomidae au printemps. La couverture argileuse qui recouvre l'actuel modelé karstique se comporte donc comme un obstacle presque étanche aux animaux épigés du sol et des différentes strates de la végétation.

L'analyse comparée des profils faunistiques montre clairement que les peuplements dérivants subissent la même évolution saisonnière, lors de chaque cycle hydrologique. Le régime biologique se calcule sur le régime hydrologique de type pluvial à maximum hivernal et minimum estival. Deux périodes «écologiques» se distinguent : l'une, hivernale, de hautes eaux où la dispersion des organismes dans le massif est la plus grande; ce sont principalement des Copépodes qui sont soumis à un transit passif lors des crues et en particulier dans les percolations, comme l'Harpacticoïde *Limnocalanus echinatus* et dans le ruisseau, le Cyclopoïde *Speocylops cf. proserpinæ*; l'autre, estivale, entrecoupée de crues où le flux continu et aléatoire de la faune terrestre prend de l'importance, en abondance relative, dans la dérive globale du fait de la diminution du flux de la banque aquatique. Les effectifs récoltés sont faibles et les peuplements dérivants hétérogènes. Collembolles (Symphyléones du genre *Arrhoplites*) et Acariens sont les groupes descripteurs de cette période.

Les crues estivales et les premières crues du cycle hydrologique n'entraînent pas de transformations profondes de la structure des peuplements dérivants, ce qui souligne leur forte inertie face au facteur hydrologique.

Les émergences du CORMORAN et du PISSOIR présentent une faune variée à grande dominance épigée (larves de Plécoptères, Éphéméroptères, Diptères, Trichoptères, Coléoptères et Crustacés). Les organismes remontent le courant par les fissures («upstream») et sont ensuite récupérés par les filets de dérive. Au cours d'une crue, il se produit un lessivage des habitats au niveau du drain principal souterrain, avant le maximum des débits, et une perte en organismes plus importante pour le système, qu'en période de repos hydrologique.

La richesse taxonomique, de même que la richesse en espèces stygobies, croissent régulièrement depuis la partie supérieure du massif (percolations : 13 unités systématiques, 4 espèces stygobies) jusqu'à son niveau de base (exurgence du PISSOIR : 78 unités systématiques, 14 espèces stygobies). Par sa position et par son étendue, la zone noyée offre ainsi une vue générale de la richesse spécifique du karst dans son entier.

#### CHAPITRE VI : APPORTS ÉNERGÉTIQUES À LA FAUNE AQUATIQUE SOUTERRAINE

Les différents types d'apport en matières organiques qui entrent dans le schéma général des dynamiques trophiques et détritiques des biocénoses aquatiques karstiques sont les matières organiques dissoutes, les matières particulaires (dérive inerte), la microflore bactérienne et cryptogamique et la faune terrestre et pariétale.

Comme les eaux souterraines en général, celles du karst de DORVAN contiennent des substances nutritives dissoutes en faible quantité (en moyenne 1 mg/l de carbone total dans l'épikarst et 2 mg/l dans les eaux de la zone noyée).

Les matières organiques particulières (MOP) sont véhiculées par l'eau avec les matières minérales (MM). Ces deux éléments sont très différents en quantité aux divers points d'un même écoulement souterrain et donc aux divers points du karst, mais ils évoluent dans le même sens. Leurs densités peuvent varier dans un rapport 1 à 1000. L'étude en continu de la dérive inerte dans l'épikarst ne montre pas de périodicité marquée des apports. Les relations quantitatives débit-dérive inerte ne sont pas aisées à mettre en évidence.

Le filtre observé pour les animaux épiés l'est également pour la matière organique particulaire. Le barrage de la litière de surface est constitué par le sol et les fissures de moindre importance, si bien que les quantités moyennes de matériel inerte transportées par années, restent faibles. L'évaluation est de 100 kg de carbone organique dissous rejetés à l'exutoire du CORMORAN et 3.000 kg au PISSEIR. La dérive solide est relativement insignifiante par rapport à la matière organique dissoute (400 g de MOP et 100 g de MM au CORMORAN et 5 kg de MOP et 30 kg de MM au PISSEIR). Ces chiffres sont à mettre en rapport avec l'alimentation extrêmement diffuse et la structure superficielle colmatée du karst.

La faune terrestre et pariétale qui se noie accidentellement dans l'eau, de façon permanente et irrégulière, montre un transit plus élevé en période estivale. La faiblesse de sa biomasse (4 à 40 mg/m<sup>2</sup>, soit 300 mg par année dans le ruisseau du CORMORAN) est expliquée par le caractère labile de cette matière. Les organismes noyés sont rapidement détruits et contribuent à l'augmentation des quantités de matières dissoutes.

Les taux de matières organiques dans les sédiments immergés sont inférieurs à 2,5 % (14 mg/g dans ceux du CORMORAN) le rapport C/N est compris entre 7 et 13. La concentration en éléments organiques est deux fois plus importante au niveau de base du massif que près de la surface du sol.

Venant de la surface du sol, un apport bactérien (30 espèces identifiées) et mycélien (70 espèces répertoriées) important se produit surtout en période de crues. La plupart des microorganismes ne semblent pas adaptés au milieu souterrain. Ils ont certainement une importance nutritive non négligeable pour les invertébrés aquatiques, mais il n'est pas possible actuellement de quantifier cette fraction.

De tous les apports potentiels étudiés, on constate que l'essentiel de la matière organique se trouve dans les limons souterrains.

La troisième partie traite de la dynamique écologique du système : populations dérivante de *Niphargus* - environnement.

## CHAPITRE VII : COMPOSITION ET ÉVOLUTION DE LA POPULATION DÉRIVANTE DE *NIPHARGUS* DANS L'ÉPIKARST

La dérive de l'Amphipode dans le ruisseau du CORMORAN est permanente, avec des arrivées plus massives à l'exsurgence que dans la partie amont. Les modalités de dérive sont différentes en ces deux points de récolte : le taux ne présente pas de relation avec le débit à l'amont, alors que cette relation existe à l'aval. La dérive de *Niphargus* ne se fait pas uniquement par les eaux libres des conduits que transmettent l'onde de crue, mais aussi, et de manière prépondérante, par le sous-écoulement et toutes les zones de suintements permanents en liaison avec l'axe de drainage.

L'étude démographique, tout au long de l'année, montre qu'un équilibre se crée entre les jeunes qui peuplent les fissures et les adultes installés préférentiellement dans le cours d'eau.

La dérive des jeunes individus dépend de deux facteurs : l'un d'ordre mécanique (les crues), l'autre d'ordre physiologique (le rythme des naissances : une périodicité saisonnière des pontes a été mise en évidence avec maximum en été). Cette dérive est plus importante que celle des adultes, les jeunes étant plus facilement entraînés. L'effectif des immatures et des adultes est nettement moins variable. Leur rela-

tive constance au cours du temps est à mettre en relation avec leur dérive comportementale et leur capacité à se soustraire aux courants forts. Deux formes de dérive apparaissent ainsi en fonction de la taille, donc de l'âge des individus.

Il existe une bonne stabilisation de la structure de la population dérivante sans influence marquée du facteur climatique. Les mécanismes qui interviennent ou pourraient intervenir sont les facteurs physiques et biotiques. Les premiers sont dus à l'hétérogénéité et la diversité des milieux. Les bouleversements consécutifs à un écoulement de type torrentiel au niveau des drains ne jouent pas un rôle déterminant, à moyen terme, sur la structure de la population. Les seconds sont régis par les relations d'exclusion entre les grands et les petits individus et correspondent à un phénomène de **compétition intraspécifique** : les plus gros individus se nourrissent des plus petits. Une partie de la population est utilisée comme proie notamment en l'absence d'autres animaux dans le milieu souterrain. A l'hétérogénéité et la diversité démographique des animaux (les classes de taille vont de 2 à 25 mm) s'ajoutent leurs variabilités morphologique et génétique. Tous ces mécanismes donnent au système population-environnement karstique « une grande souplesse adaptative et permettent d'expliquer cette stabilité à moyen, voire à long terme de la population dérivante de *Niphargus* ».

## CHAPITRE VIII : DÉRIVE DE *NIPHARGUS* AU NIVEAU DE LA ZONE NOYÉE

L'étude de la dérive de *Niphargus* en zone noyée permet de caractériser ce phénomène et de préciser l'activité comportementale des animaux face aux variations de débits, donc de vitesse de courant. En période non perturbée par les crues, avec diminution régulière de vitesse de l'eau, un rythme nycthéral avec un maximum de dérive nocturne de type « bigeminus » a été mis en évidence. Les adultes dérivent plus la nuit que le jour (augmentation de 7 à 20 %).

L'étude des crues a montré que les plus forts débits, donc les plus grandes vitesses étaient atteints au minimum en 6 heures et au maximum en 24 heures, avec des variations de vitesses extrêmes de 0,27 m/s et 0,72 m/s. Les réponses biologiques ne sont pas directement en rapport avec les différentes variations de vitesse et de la soudaineté plus ou moins importante des crues. La densité de dérive n'est pas constante au cours d'une crue. Elle présente une concentration plus importante au tout début de la montée des eaux, ensuite elle diminue ; son évolution se fait en sens inverse de celui des débits. Il n'existe pas de séquence caractéristique dans l'arrivée à l'exutoire des différentes classes de taille, mais une grande hétérogénéité, qui semble davantage liée à la capacité de migration et à la microdistribution des animaux dans le karst qu'au facteur hydrologique.

La comparaison des profils démographiques en crue et en décrue conduit à remarquer la grande différence entre les prélèvements des différentes saisons et des différentes phases hydrologiques. Les variations pour les trois groupes d'animaux (poules, juvéniles et adultes) sont aussi importantes entre décrues qu'entre crues. Ces dernières montrent cependant des pourcentages plus élevés en poules. Les crues dont les vitesses instantanées de pointe ne dépassent pas 0,65 m/s n'ont pas réellement permis de mettre en évidence une dérive catastrophique. Il semble que ce type de dérive soit exceptionnelle et qu'il ne faille pas associer obligatoirement crue à dérive catastrophique pour *Niphargus*.

L'estimation du rejet total de *Niphargus*, pendant un cycle hydrologique, à l'exsurgence principale du karst est de l'ordre de 45.000 individus. Ce chiffre s'inscrit entre une valeur minimale de 35.000 et une valeur maximale de 90.000. Ces animaux qui sont rejetés du karst au profit des eaux superfici-

cielles constituent un apport trophique non négligeable pour les populations aquatiques épigées et en particulier pour les Poissons. La comparaison de la dérive de l'épikarst et de la zone noyée (1100 ind/année au CORMORAN dont le débit moyen annuel est de 4,2 l/s et 45.000 ind./année au PISSOIR dont le débit moyen est de 82,6 l/s) fait apparaître une concentration deux fois moins élevée en individus au premier lieu d'échantillonnage qu'au deuxième.

## CHAPITRE IX : ANALYSE BIOENERGETIQUE DE LA POPULATION DE *NIPHARGUS*

La comparaison de l'évolution de la caloricité (valeur calorifique) et de l'évolution des débits, ne permet pas de mettre en évidence un cycle métabolique naturel annuel (accumulation/utilisation de réserves) découlant des conditions hydrologiques saisonnières. Il ne semble pas que *Niphargus* accumule temporairement d'importantes réserves à un moment donné du cycle hydrologique. Ce fait est en accord avec les observations faites sur le ravitaillement souterrain où la nourriture est disponible et dispensée en permanence tout au long de l'année, de manière aléatoire. Les teneurs en caloricité de *Niphargus* (4,578 - 5,707 et 4,198 - 5,692) sont d'une manière générale plus faibles que celles des Gammarus.

Le budget énergétique de *Niphargus* est donné par la relation suivante :

$$E = Pg + Pw + PM + R + F$$

$$\text{calories } 244,14 = 8,06 + 13,94 + 11,04 + 167,05 + 44,05$$

$$\% 100 \times 3,3 + 5,7 + 4,4 + 68,4 + 18,1$$

E : énergie consommée ; Pg : énergie utilisée pour la croissance ; Pw : énergie utilisée pour la reproduction ; PM : énergie utilisée pour la mue ; R : énergie utilisée pour la respiration ; F : énergie supportée par les fèces. Les différents éléments du bilan nutritionnel sont transformés en équivalents calorifiques. Ils sont calculés pour un individu adulte de taille moyenne : 12 mm, de masse sèche moyenne : 6 mg et de masse fraîche moyenne : 30 mg. *Niphargus* utilise une très grande proportion d'énergie pour la respiration (68,4 %). La production des oeufs est le deuxième utilisateur (5,7 %) ensuite viennent la mue (4,5 %) et la croissance (3,3 %). La valeur du flux d'énergie pour la reproduction correspond à un peu moins de la moitié de la production totale.

Le rendement d'assimilation est très élevé (Assimilation/Consommation) : 82 % ; celui de production (Production/Assimilation) est proche de celui obtenu chez *Gammarus* (17 %) ; il en est de même pour le rapport Production/Respiration (20 %). L'effort de reproduction, qui est la fraction du budget d'énergie qu'un individu alloue à ses activités de reproduction apparaît chez *Niphargus* relativement faible (7 %). Il semble que chez cet Amphipode, un équilibre s'établisse entre les deux mouvements : recrutement (naissance + immigration) et disparition (mortalité + émigration). Cette compensation continue et plus ou moins exacte fait que l'on observe une grande stabilité de structure de population au cours des années successives dans l'épikarst de DORVAN et probablement aussi en zone noyée.

## CONCLUSION

L'objet de ce travail a été d'utiliser les outils hydrologique, géochimique et biologique pour étudier le fonctionnement d'un système karstique jurassien à exsurgences recelant une importante population du crustacé Amphipode *Niphargus*. La démarche suivie et la méthodologie utilisée, bien qu'elles ne conduisent pas à la complète connaissance de l'écosystème

souterrain, permettent cependant une représentation pragmatique de ce karst. Elles utilisent les informations fournies par l'eau aussi bien par l'intermédiaire du concept de transfert (pression, effets provoqués par les déplacements de l'eau) que de celui de transit (trajet de l'eau et de ses constituants).

Les principales caractéristiques de ce karst à exsurgence sont les variations temporelles des facteurs physiques tels que le régime des eaux :

1) un régime hydrologique simple de type fluvial présentant de nombreuses crues avec des réactions aux précipitations aussi importantes et aussi directes quel que soit l'aquifère considéré. Le régime est de type torrentiel. Les crues ne sont pas des évènements exceptionnels et se produisent de manière irrégulière dans le temps ;

2) un régime chimique simple avec maximum estival et minimum hivernal inverse du régime hydrologique, avec cependant des variations beaucoup plus atténuées au niveau du karst noyé.

A ces variations physiques temporelles on observe une constance de la taille des populations et de la composition des peuplements. Le karst de Dorvan constitue donc un système à fort degré d'homéostasie. Ses réserves suffisamment importantes, ses populations abondantes et bien adaptées jouent un rôle de volant d'inertie face aux fluctuations subies par le système. La preuve de la réussite de la maintenance des populations à l'intérieur de ce karst est matérialisée par leur dérive stable à l'échelle du cycle hydrologique.

L'image qui se dégage est celle d'un milieu pauvre en matière organique végétale particulièrement transportée parce que faiblement alimentée par voie directe et parce que les transformations doivent être efficaces et rapides. Il est difficile d'avoir une idée précise du stockage de matière organique, cependant il semble que ce phénomène soit plus important en zone noyée que dans l'épikarst.

Deux points importants doivent être soulignés. Le premier concerne le facteur hydrologique. C'est le facteur clé de la vie du karst, en tout premier lieu parce qu'il apporte la majeure partie de la nourriture de la surface mais aussi parce qu'il s'exprime par les crues que l'on considère comme des perturbations, on pourra peut-être plus tard les appeler autrement, car ce mot crue est généralement associé à l'idée de catastrophe, mais dans la majorité des cas les crues ne le sont pas. Je pense qu'elles interviennent plus par leurs effets positifs : stimulation par enrichissement de matières organiques et remaniement du matériel stocké, dispersion des nutriments et de la faune dans le karst, que par leurs effets négatifs comme des destructions d'habitat. L'absence de crue entraînerait à brève échéance la mort de l'écosystème karstique.

Le deuxième point concerne les larges relations qui existent entre le milieu souterrain et le milieu superficiel. Tous les animaux qui sont rejetés du massif par la dérive constante le sont au profit de l'hydrosystème superficiel. C'est un apport trophique non négligeable et qui doit être pris en compte par les études de surface. La source n'est pas le point zéro d'un cours d'eau, en amont le milieu souterrain est intervenu pour moduler les caractéristiques de l'eau et les changer en éléments organiques, minéraux et en animaux.

Georges CARREL. — **Caractérisation physico-chimique du Haut-Rhône français et de ses annexes ; incidences sur la croissance des populations d'alevins.** Thèse de doctorat soutenue le 21 janvier 1986 devant l'Université Claude Bernard — Lyon 1, 186 pages. JURY : H.L. GOLTERMAN, J. JUGET, E. PATTEE, M. PENAZ et A.L. ROUX. Travaux de l'Equipe «Écologie et Dynamique des Populations» — U.A. C.N.R.S. 367 — Écologie des Eaux Douces — Institut d'Analyse des Systèmes Biologiques et Socio-Economiques.

Ce travail est consacré à l'étude des caractéristiques physico-chimiques de certaines unités fonctionnelles du Haut-Rhône français et à la dynamique de leurs peuplements d'alevins.

### LES FACTEURS DE CONTRÔLE DE L'HYDROSISTÈME FLUVIAL ET LEUR INTERVENTION SUR LES CARACTÉRISTIQUES PHYSICO-CHIMIQUES

Les ions majeurs (calcium, magnésium, bicarbonate, sulfate et nitrate), les paramètres associés (pH et conductivité) et ceux susceptibles d'influer sur les équilibres chimiques de l'eau et la vie aquatique (température, oxygénation, matières en suspension et chlorophylle a) ont été régulièrement enregistrés au cours d'un cycle annuel (février 1983 à janvier 1984) dans trois stations d'étude. Elles sont localisées dans la plaine alluviale de Brangues-Le Bouchage-Saint Benoît (Ain-Isère) et concernent le chenal «Rhône vif», un bras latéral du lit mineur (la lône des Chèvres) et un ancien méandre (la Morte du Sauget).

Ces résultats ont fait l'objet d'une Analyse en Composantes Principales normée, puis d'une reconstitution progressive des données initiales par les facteurs de l'analyse. L'essentiel de l'interprétation a été réalisée à partir d'une superposition graphique des modèles successifs aux données initiales.

La dynamique de l'hydrosystème est sous l'étroite dépendance des conditions météorologiques dont l'action principale se porte sur l'hydrologie. Le régime du Haut-Rhône français est caractérisé par la superposition d'un régime nivoglacière (Rhône lémanique + Arve) et d'un régime pluvio-nival (affluents périalpins et jurassiens). Le premier, généré par la fonte des glaciers et de la couverture neigeuse sous l'influence de la température, s'oppose au régime pluvio-nival par sa régularité. Sur une «toile de fond» créée par le Rhône à la sortie du lac Léman (hautes eaux estivales et basses eaux hivernales) se surimpose une courbe de tendance inverse marquée par des changements d'amplitude brutaux et peu prévisibles. De la complexité du régime hydrologique dépend l'évolution annuelle des caractéristiques physico-chimiques des eaux fluviales, essentiellement marquée par les apports lacustres en période estivale, et par ceux des affluents lors des crues du fleuve. Les étages de saison froide présentent des particularités liées à une prédominance des eaux lémaniques, à de modiques apports périphériques superficiels et à une restitution des eaux souterraines depuis la nappe aquifère, réalimentée pendant les hautes eaux d'été.

Les apports lémaniques sont visualisés par l'ion sulfate, abondant sur le bassin versant, dont la concentration à l'exutoire du lac est sensiblement constante. La consommation biologique de cet ion est relativement faible dans l'eupotamion. Les apports périphériques sont marqués par l'ion bicarbonate. Les teneurs en bicarbonates sont toutefois très dépendantes de la température de l'eau en raison de son implication dans les équilibres carboniques. Un autre révélateur des affluents est constitué par les matières en suspension,

bien que l'existence des barrages influe considérablement sur le transport des matières en suspension.

La transformation de l'hydrosystème, modérée au siècle dernier (endiguements pour la navigation, premières usines hydro-électriques de Genève et de Cusset), s'est accélérée avec la construction du barrage de Chancy-Pougny (1925), des barrages-réservoirs de Verbois (1943), Génissiat (1948), Seyssel (1951), puis des barrages à dérivation de Chautagne (1980), Belley (1982), Brégnier-Cordon (1984) et Sault-Brénaz (mise en service : fin 1986). Le changement des vitesses d'écoulement et les modifications des échanges hydrologiques entre les divers compartiments sont les principales conséquences de ces implantations industrielles. La mesure des matières en suspension est représentative du ralentissement des eaux ; les autres paramètres sont également affectés par ces changements au sein de la vallée fluviale en raison d'une intensification des processus biologiques symptomatiques de l'eutrophisation.

L'accent a été mis sur le rôle du lac Léman qui, en tant que principale source d'alimentation, transmet vers l'aval des eaux dont les caractéristiques physico-chimiques sont modifiées par l'activité photosynthétique de la zone trophogène. L'implication des biocénoses potamiques dans les caractéristiques de l'eau ne peut cependant pas être sous-estimée en regard de celle du système lacustre amont. Cet aspect a été essentiellement évoqué avec le transport algal (chlorophylle a) d'origine tychoplantonique. Les populations algales péritrichiques sont très abondantes dans les portions de Rhône court-circuité où les débits réservés sont peu importants. La quantité de matière organique en suspension s'en trouve augmentée, surtout lors du balayage de ces tronçons par les crues, et entraîne par ailleurs un accroissement des activités métaboliques de décomposition.

Dans les milieux annexes tels que la Morte du Sauget, l'action de l'hydrologie sur les caractéristiques des eaux s'amoindrit et s'efface devant l'activité métabolique des biocénoses. La photosynthèse des algues et des macrophytes, et le métabolisme respiratoire des sédiments riches en matières organiques jouent un rôle fondamental. Les «excès métaboliques» de ce milieu eutrophe conduisent à une stratification chimique des eaux, non perturbée en l'absence de circulations hydrologiques actives (souterraine ou superficielle). Ils sont à l'origine d'une synthèse minérale peu propice à la vie animale ( $\text{NH}_4^+$ , sulfures).

Les différences fondamentales observées au sein de l'hydrosystème sont directement liées à la possibilité et à la vitesse des échanges hydrauliques entre les divers compartiments. La dynamique de l'eau intervient ainsi comme le premier facteur écologique contrôlant l'évolution du milieu ; cette dynamique des échanges est désormais en grande partie influencée par les aménagements fluviaux.

Les facteurs cités précédemment sont les principaux acteurs du fonctionnement de la vallée fluviale. Ils contrôlent l'existence des espèces vivantes dans les différents milieux. Les populations piscicoles sont soumises aux conditions abiotiques gérées par ces éléments. Si le poisson adulte est à même de survivre dans un milieu donné, il n'est pas forcément capable de s'y reproduire. Lorsque la reproduction s'effectue, les oeufs puis les larves qui en sont issues sont des organismes fragiles beaucoup plus sensibles à la modification de leur environnement que ne le sont les géniteurs. Les jeunes individus, preuve de la réussite de l'espèce dans le milieu qu'il habite, vont être les premiers concernés par les caractéristiques abiotiques, qu'elles soient «naturelles» ou modifiées par l'artificialisation de l'espace aquatique.

## LES POPULATIONS D'ALEVINS

## ÉTUDE DE LA CROISSANCE

Les populations ont été étudiées dans les deux annexes fluviales : la lône des Chèvres et la Morte du Sauge. Les espèces piscicoles dominantes sont les suivantes :

— Lône des Chèvres [(le Gardon (*Rutilus rutilus*), l'Ablette (*Alburnus alburnus*), le Chevaïne (*Leuciscus cephalus*) et le Spirlin (*Alburnoides bipunctatus*)].

— Morte du Sauge [le Rotengle (*Scardinius erythrophthalmus*) et la Perche-soleil (*Lepomis gibbosus*)]. Les jeunes individus de ces espèces grégaires occupent les couches superficielles de l'eau, ce qui facilite leur capture par des engins de pêche traditionnels, de conception simple.

La croissance (1) des 6 espèces a été étudiée pendant les trois premiers mois qui ont suivi leur apparition dans le milieu (début juin à fin août 1983). Elle est visualisée par le suivi hebdomadaire des classes modales de chaque cohorte, sur des prélèvements où l'effectif de l'espèce est supérieur ou égal à 10 individus.

Une première approche globale des résultats a permis de montrer que la génération annuelle de chaque espèce (en 1983) a été constituée d'une succession de cohortes.

| Espèce        | Nombre de cohortes observées | Milieu           |
|---------------|------------------------------|------------------|
| Rotengle      | 4                            | Morte du Sauge   |
| Perche-soleil | 6                            | Morte du Sauge   |
| Gardon        | 5                            | Lône des Chèvres |
| Ablette       | 4                            | Lône des Chèvres |
| Chevaïne      | 6                            | Lône des Chèvres |
| Spirlin       | 7                            | Lône des Chèvres |

La croissance des différentes cohortes de chaque espèce en fonction du nombre de degrés-jours, s'étant avéré être un modèle sensiblement linéaire, a permis, à partir des données de la littérature, d'estimer les dates de ponte et d'éclosion. En 1983, la ponte s'est effectuée selon un laps de temps sensiblement différent suivant que les espèces occupent ou non en permanence les milieux étudiés. Ainsi, la période de ponte a duré :

- de la fin mai à la mi-juillet (2 mois environ) pour le Rotengle,
  - 24 mai à la fin juillet (2 mois environ) pour la Perche-soleil
  - du 23 avril au 9 juillet (2,5 mois environ) pour le Gardon,
  - de la fin mai au début juillet (2 mois environ) pour l'Ablette,
- alors qu'elle a été nettement plus brève pour les espèces occupant préférentiellement le chenal et migrant vers la lône des Chèvres lors de la reproduction :

- du début à la fin du mois de juin pour le Chevaïne,
- du 14 au 22 juillet pour le Spirlin.

Si la ponte est en général liée à une hausse de température de l'eau, il est apparu qu'elle peut être associée à l'hydrologie fluviale (cas du Gardon en avril et en mai).

Au cours de l'été, la taille minimale de capture des individus les plus jeunes a diminué ; il en a été de même pour les poissons ayant atteint, la période juvénile (2).

L'acquisition des caractéristiques morphologiques et physiologiques, correspondant à un stade précis du développement larvaire, s'accroît au détriment de la taille et conduit à l'obtention en fin d'été, d'individus d'âge et de taille très différents, susceptibles d'occuper la même niche écologique. Le Rotengle constitue un bon exemple de cet état de fait. La génération de l'année 1983 a été représentée par 4 cohortes successives (A, B, C et D), apparues entre la fin du mois de mai et celle du mois de juillet. La taille minimale des premiers individus capturés de chaque cohorte a diminué au cours de la saison : 8,5 mm pour les individus de la cohorte A, 7,5 mm pour les individus de la cohorte B et 6,5 mm pour les individus de la cohorte C.

Elle est révélatrice d'une accélération des processus physiologiques responsables de la recherche active de nourriture. La longueur-standard minimale des premiers juvéniles a diminué de même au cours du temps et s'est traduite par l'observation de juvéniles d'une taille moyenne égale à 20,5 mm (cohorte 1), 18,5 mm (cohorte B), 17,5 mm (cohorte C) et 12,5 mm (cohorte D).

Si la croissance de diverses cohortes suit, pour la période considérée, un modèle linéaire, il n'en demeure pas moins de grandes différences quant à la vitesse de croissance, indépendamment du seul critère thermique. Il a été possible, par la seule représentation des droites calculées pour la croissance relative des différentes cohortes, de visualiser l'existence de facteurs abiotiques et biotiques susceptibles d'influencer la croissance des jeunes poissons.

La vitesse de croissance a été homogène pour toutes les cohortes du Rotengle (Morte du Sauge) et du Spirlin (lône des Chèvres). Par contre, elle a été très différente chez les autres espèces étudiées, sous l'influence de facteurs divers : abiotiques (vitesse du courant) et biotiques (compétition intra- et inter-spécifique, spatiale ou/et alimentaire).

IMPACT DES VIDANGES  
DES BARRAGES-RÉSEROIRS

Indépendamment de la modification des chenaux par les aménagements hydro-électriques, à l'origine de la suppression et de l'altération des habitats, un autre problème délicat existe depuis la construction des barrages-réservoirs du Haut-Rhône (Verbois, Chancy-Pougny et Génissiat) : les vidanges triennales. Leur impact sur les populations piscicoles, notamment les alevins, est connu mais non quantifié.

Une première étude a donc été réalisée au cours de la dernière chasse (du 11 au 18 juin 1984). Elle a porté sur une comparaison de la mortalité de larves de Hotu (LS moyenne = 12,5 mm), exposées et non exposées au passage des eaux polluées.

Après 5 jours, il restait 70 à 82 % de survivants dans les viviers témoins. Dans ces derniers, installés dans le Rhône court-circuité, la mortalité y a été observée en milieu de journée lorsque la température est maximale. Mais le maximum de mortalité a coïncidé avec les modifications des caractéristiques abiotiques induites :

— dans un premier temps, par la fermeture du barrage de Chautagne qui a interdit le passage des M.E.S. dans le Rhône

(1) La croissance a été étudiée à partir de la mesure de la longueur-standard des individus (départ l'extrémité du museau jusqu'à celle de la corde), mieux adaptée aux changements de la morphologie des poissons pendant leur développement.

(2) La période juvénile (selon SNYDER, 1976) est basée sur l'existence des trois critères suivants : 1) une résorption totale de la membrane vitelline, 2) l'existence de la totalité des épines (ectomorphes), et des rayons (lepidotriches) des nageoires trouvées chez l'adulte, y compris les rayons secondaires, 3) la segmentation de quelques rayons dans chaque nageoire munie de rayons serrés chez l'adulte. Cette période fait suite à la période larvaire débutant au moment de l'éclosion.

court-circuité et diminué considérablement les apports hydrologiques (eaux souterraines exclusivement),

— dans un deuxième temps, par le rétablissement, en fin de vidange, de la circulation des eaux fluviales sur ce tronçon.

Dans les viviers expérimentaux situés dans le chenal où transitaient les matières en suspension, la mortalité a été tout d'abord immédiate au passage du premier pic de M.E.S. et d'ammoniaque, puis s'est stabilisée au cours de la semaine avant de s'accroître à nouveau en fin de vidange suite à une seconde vague polluante.

Cette étude préliminaire a fait apparaître qu'une vidange de barrage, même contrôlée, conduit à une mortalité des jeunes poissons se situant préférentiellement pendant les périodes d'instabilité des conditions abiotiques (début et fin de vidange).

Cette expérimentation «*in situ*» se présente comme une nouvelle base de recherche appliquée en hydrobiologie.

Serge MULLER. — La végétation du pays de Bitche (Vosges du Nord). Analyse phytosociologique. Application à l'étude synchronique des successions végétales. Thèse de Doctorat d'Etat en Sciences soutenue le 27 mai 1986 (Université de Paris-Sud). JURY : B. SAUGIER *Président*, R. CARBIENNER, R. DELPECH, J.M. GEHU, A. LACOSTE, G. LEMEE ; 283 p., ann. : 28 figs., 38 tabl., 20 cartes, 11 anal. pèdolo.

## CONTEXTE GÉNÉRAL ET MÉTHODOLOGIE

Le pays de Bitche constitue un ensemble de cuvettes situées à des altitudes de 250 à 300 m, en dépression de plus de 100 m par rapport à la bordure du plateau lorrain. Cette situation géomorphologique confère à cette région un climat à affinités boréo-continentales, marqué surtout par des températures minima plus basses de 1,5° en hiver et de 4° en été par rapport à la bordure du plateau lorrain.

La flore de cette région est bien connue, en particulier par les inventaires de F.W. SCHULTZ, datant du siècle dernier. On y observe, sur un fond subatlantique et ouest-européen, des cortèges d'espèces continentales et boréales qui lui confèrent son originalité phytogéographique. Quelques seuls stations du Massif Vosgien.

Cette région a subi à partir du Haut Moyen-Age une emprise humaine assez forte se traduisant par des défrichements, la réalisation de nombreux étangs et l'exploitation silvo-pastorale des forêts.

La faible intensification actuelle de l'agriculture et la création du terrain militaire de Bitche au début du siècle (ayant permis la conservation de vastes ensembles de landes), font de cette zone un modèle idéal pour l'analyse synchronique des successions végétales.

Ces conditions ont déterminé l'auteur à entreprendre l'étude détaillée des groupements végétaux de ce secteur et de leur dynamique.

La végétation a été étudiée selon les principes de la méthode phytosociologique sigmatiste. Près de 400 relevés de végétation ont été réalisés dans les milieux naturels ou semi-naturels (forêts, landes, pelouses, tourbières, etc.). Cet ensemble de données a fait l'objet de traitements numériques (A.F.C.) qui ont permis la discrimination des divers groupements végétaux correspondants. Leurs caractères écologi-

ques (types de sol, interventions anthropiques,...) et chorologiques (répartition) sont ensuite mis en évidence.

## PRINCIPAUX RÉSULTATS

### A — DÉFINITION ET CARACTÉRISATION DES GROUPEMENTS VÉGÉTAUX

#### 1. Les forêts

La chênaie du *Luzulo-Quercetum* constitue le climax climatique de cette zone. Ce groupement est développé sur des sols bruns acides ou ocreux à texture sableuse assez fine.

Sur les sols plus évolués (sols ocre-podzoliques et podzoli-ques), à économie en eau souvent plus défavorable (texture plus grossière, sol superficiel), se développent des pinèdes du *Leucobryo-Pinetum*, alors que sur tourbe apparaît le *Vaccinio uliginoso-Pinetum*, ces deux types de pinèdes constituant des climax stationnels. Des arguments palynologiques, dendrométriques, historiques et sylvigénétiques conduisent à conclure à l'indigénat du pin sylvestre dans ces deux groupements. Cette essence y représente une relique post-glaciaire.

Ces trois phytocénoses forestières présentent toutes des affinités phytogéographiques subcontinentales ou continentales. Leur combinaison forme une séquence forestière remarquable, représentant un maillon original de la transition des hêtraies-chênaies atlantiques aux pineraies continentales.

#### 2. Les landes et pelouses

Les landes issues de la dégradation de la forêt sont particulièrement développées sur le Terrain militaire de Bitche, où elles sont entretenues par des incendies fréquents et les activités humaines.

La lande xérophile (*Genisto-Callunetum*) occupe les sols les plus secs et les plus pauvres des sommets des collines.

La lande mésohydrique (*Daphno-Callunetum*), développée sur les sols à texture plus fine des pentes, est un des groupements les plus originaux de cette région sur le plan floristique, par la présence de nombreuses espèces thermophiles continentales (dont *Pulsatilla vernalis* et *Daphne genkwa*). La comparaison avec les cortèges floristiques des pinèdes d'Europe centrale montre que ces espèces continentales constituent des reliques de la pinède qui occupait ces zones à l'époque boréale. Lors de la substitution de cette pinède par la chênaie à partir de la période atlantique, ces espèces ont trouvé refuge dans les ourlets des chênaies, d'où elles ont ensuite pu gagner les landes secondaires lors de leur création par l'homme.

La lande paratourbeuse ou tourbeuse (*Juncetum squarrosum*) occupe les bas de versants et les fonds de cuvettes.

Ces différents groupements forment une toposéquence originale de landes subcontinentales, vicariante de celle des landes atlantiques.

Deux types de pelouses sableuses sont définies :

— la pelouse oligotrophe (*Aveno-Genistetum*), constituant une transition entre les formations chaméphytiques (landes) et les formations purement herbacées.

— la pelouse mésotrophe (*Viscario-Avenetum*), d'une grande richesse et originalité floristique (présence de *Botry-*

*chum matricarifolium*)

### 3. Les groupements végétaux pionniers sur sable sec ou humide

Ces groupements occupent des dunes naturelles ou des affleurements sableux mis à nu par les activités humaines. Trois groupements sur sable sec ont été reconnus, de même que trois groupements sur sable humide, correspondant à des différences de niveau trophique et de régime hydrique du sol.

### 4. Les milieux tourbeux

Les tourbières sont relativement nombreuses dans le Pays de Bitche et en constituent un des centres d'intérêt sur le plan biologique. L'analyse phytosociologique a permis d'y reconnaître 6 groupements principaux :

- le *Caricetum lasiocarpae*, formant des radeaux flottants de colonisation de plan d'eau. C'est le groupement initial de formation des tourbières dans le Pays de Bitche.

- le *Sphagnetum magellanicum*, groupement de tourbière ombro-soligène.

- le *Vaccinio uliginosi - Pinetum*, pinède sur tourbe déjà évoquée au § 1, résultant de la colonisation du groupement précédent par le pin sylvestre.

- le *Juncetum squarrosi*, lande tourbeuse déjà évoquée au § 2.

- l'*Eleocharitetum multicaulis* et le *Sphagno-Rhynchosporium*, groupements amphibies de grèves d'étangs tourbeux à niveau d'eau variable.

Les trois premiers groupements, d'affinités boréo-continentales, sont des groupements primaires formant différents éléments de la dynamique naturelle de ces milieux. Les trois derniers, au contraire, qui présentent des affinités subatlantiques nettes, constituent des groupements secondaires, créés aux dépens des précédents, par l'action anthropique (création de plans d'eau, assèchement des tourbières).

## B — ANALYSE DES SUCCESSIONS VÉGÉTALES

L'utilisation de divers types de critères (historiques, écologiques, floristiques,...) a ensuite permis de mettre en évidence et d'analyser les différentes successions et séries végétales, naturelles et provoquées, primaires et secondaires, auxquelles participent ces groupements végétaux :

- la série progressive primaire de formation d'une tourbière à partir du *Caricetum lasiocarpae*, aboutissant à une pinède sur tourbe sur *Vaccinio uliginosi - Pinetum*, d'affinités boréocontinentales,

- la série régressive sur sable grossier, conduisant de la pinède de *Leucobryo-Pinetum* à la lande xérophile du *Genisto - Callunetum*, puis au stade initial sur sable (*Spergulo - Corynephorum*).

- la série régressive sur sable à texture plus fine, menant de la chénaie du *Luzulo - Quercetum* à la lande du *Daphno - Callunetum* et ensuite à son stade initial sur sable mis à nu (*Agrostietum coarctatae*).

- la série régressive sur tourbe allant de la pinède sur tourbe (*Vaccinio uliginosi - Pinetum*) ou du groupement de tourbière ombro soligène (*Sphagnetum magellanicum*) à la lande tourbeuse (*Juncetum squarrosi*), puis à son stade initial à

*Lycopodiella inundata*

- la série herbagère regroupant les différents stades d'amélioration de l'herbage mésoxérophile depuis la lande régressive de la forêt (*Daphno - Callunetum*), jusqu'à la pelouse mésoeutrophe (sous-unité du *Viscaria - Avenetum*). Six stades différents de cette série sont distingués, correspondant pour l'horizon A1 à une augmentation du pH de 4 à 5,5 et du taux de saturation du complexe absorbant de 5 % à plus de 50 %.

- la succession provoquée par l'enrénement des chénaies du *Luzulo - Quercetum*, conduisant à une pinède secondaire du *Leucobryo - Pinetum*.

- la série progressive secondaire de colonisation spontanée par le chêne ou le pin sylvestre des landes non entretenues.

- la série progressive secondaire de colonisation spontanée par le sarothamne, puis les ligneux, des pelouses abandonnées par l'agriculture.

## C — APPLICATIONS

Un dernier chapitre est consacré à l'application des résultats obtenus à la définition de méthodes de gestion conservatoire des phytocénoses secondaires de grand intérêt floristique et phytogéographique (pelouses mésotrophes à *Botrychium matricarifolium*, pelouses oligotrophes à *Thesium linophyllum*, landes mésohydriques à *Pulsatilla vernalis* et *Daphne cneorum*, landes tourbeuses à *Sphagnum molle*, groupements amphibies à *Eleocharis multicaulis* et *Rhynchospora fusca*, etc.).

En conclusion, l'auteur propose une synthèse phytogéographique de cette dition. Celle-ci apparaît comme une enclave originale à affinités continentales en zone subatlantique et apporte un éclairage nouveau sur la transition entre ces deux grandes unités phytogéographiques.

Patrick GILLET. — Contribution à l'étude des Annélides Polychètes de l'estuaire du Bou Regreg (Maroc). Thèse Doctorat en Sciences soutenue le 04 juillet à l'Université Saint-Jérôme (Aix-Marseille III), 215 p. ; JURY : N. AGENCE, L. AMOUREUX, G. BELLAN, L. BIGOT, P. AGUESSE.

Ce travail a pour objet l'étude du peuplement annélien de l'estuaire du Bou Regreg, situé sur la côte atlantique entre les villes de Rabat et Salé.

Il a été réalisé afin de préciser les modifications ayant pu survenir après la construction du barrage Sidi Mohammed Ben Abdellah en 1974. Dix ans après, l'étude porte sur les changements des conditions physiques et chimiques, leurs incidences sur la composition faunistique, la répartition horizontale et verticale des espèces ainsi que sur la dynamique des peuplements et des populations en particulier *Nereis diversicolor* largement répandue dans l'estuaire.

L'ouvrage comprend cinq chapitres et fournit le bilan de recherches effectuées de 1983 à 1985.

La première partie est consacrée à la présentation du milieu, au choix des stations pilotes et aux méthodes d'échantillonnage.

Les restitutions du barrage présentent d'importantes variations annuelles. Elles ont été très réduites de 1983 à 1985 en raison de la sécheresse. Les apports fluviaux issus du bassin versant et de l'Oued Akrech, affluent de l'Oued Bou Regreg, demeurent limités pour les mêmes raisons.

Neuf stations pilotes (de 0 à 18 km) ont été retenues après une étude préliminaire de la nature du substrat, des conditions physiques et chimiques et de la faune associée.

L'échantillonnage au hasard stratifié permet de tenir compte de l'hétérogénéité du milieu, des variations saisonnières et de la zonation. Les prélèvements sont effectués mensuellement d'octobre 1983 à janvier 1985 pour l'étude quantitative.

La deuxième partie intéresse le sédiment et principalement la granulométrie des stations pilotes.

La représentation sous forme de courbes cumulatives permet le calcul de plusieurs indices tels que la médiane, le sorting index, le skewness de Trask... distinguant les types sédimentaires et leur mode de transport. L'étude porte également sur la capacité maximale de rétention d'eau et la teneur en matières organiques.

Cela permet de mettre en évidence un ensablement au niveau de l'embouchure et une relative stabilité du milieu due à l'absence de crue. A l'embouchure la profondeur demeure très réduite et on peut noter des différences entre la rive droite et la rive gauche en fonction de l'hydrodynamisme.

La troisième partie traite de la physico-chimie. Les facteurs retenus sont : la température, le pH, la salinité totale, les chlorures, l'alcalinité et la dureté totale, l'oxygène dissous et les matières en suspension. Après l'exposé méthodologique, sont envisagées, les variations entre la haute mer et la basse mer, au cours du flot et du jusant ainsi que les variations saisonnières.

L'étude révèle une augmentation très importante de la salinité parallèlement à une baisse du taux d'oxygène dissous et du pH. La chute de ces deux facteurs semble liée à l'augmentation des rejets d'eaux usées en provenance de la médina et de bidons vides. La partie moyenne de l'estuaire, fortement polluée, accuse une importante baisse du pH et du taux d'oxygène dissous. Les différents secteurs : marin, marin prépondérant, fluvio-marin et fluvial prépondérant sont désormais décalés vers l'amont. Le secteur fluvial n'est plus représenté dans l'estuaire.

Le décalage vers l'amont des différents secteurs n'est pas la cause de migration de Polychètes mais pourrait expliquer la disparition totale de l'Ampharetien : *Alkamaria romijn*.

La quatrième partie porte sur les peuplements intertidaux d'Annélides Polychètes. L'estuaire renferme quatre vingt neuf espèces (soit vingt quatre nouvelles espèces depuis la construction du barrage) dont quatre sont nouvelles pour le Maroc : *Nereis succinea*, *Arenicola clapedi*, *Sireblosipho dekhuyzen* et *Phylloclade macropthalma*.

Après quelques remarques sur les espèces nouvelles et leur localisation sur la côte atlantique, l'auteur aborde l'étude quantitative. Pour chaque station, les espèces sont regroupées selon leur densité et pour chacune d'elles est calculée l'importance valeur qui met en évidence les espèces leaders des peuplements stationnels telles que : *Eulalia viridis*, *Nanereis laevigata*, *Nerine cirratulus*, *Nereis diversicolor*...

L'auteur utilise ensuite des coefficients écologiques synthétiques : diversité spécifique (indice de Shannon), équitabilité et des modèles mathématiques (modèle linéaire de Motomura...) pour suivre la dynamique des peuplements. Il ressort que les peuplements se trouvent en déséquilibre à une période de l'année en raison de la forte structure de dominance. Il s'agit généralement de la prolifération d'une espèce (*Nanereis laevigata* 4.000 individus au m<sup>2</sup>) ou de changements de la composition faunistique (apparition d'une faune indicatrice de pollution à la fin de l'été : *Capitella capitata* et *Scolecopsis fuliginosa* à cycle court qui s'approprie rapidement le biotope).

L'étude de l'affinité coénotique à partir du coefficient de JACCARD permet d'isoler quatre groupes de stations mettant en évidence :

— Un peuplement des substrats durs de l'embouchure à *Eulalia viridis*, *Nanereis laevigata*, *Arenicola grubei*, *Pertinereis marioni*, *Platynereis dumerilii* et *Typosyllis prolifera variegata*.

— Un second peuplement des plages de l'embouchure est constitué par l'association *Nerine cirratulus* - *Nerine mesnili*.

— Un troisième peuplement des sables fins envasés de la zone polluée est formé par *Nereis diversicolor*, *Heteromastus filiformis*, *Glycera convoluta*, *Nephthys hombergii*, *Diopatra neapolitana*...

— Ensuite on ne trouve plus que *Nereis diversicolor* et *Ficopomatus enigmaticus* sur substrats durs. Les espèces indicatrices de pollution étant indifférentes au substrat.

Bien que la salinité soit le «masto factor», la distribution des peuplements se fait selon le substrat ; l'élévation de la salinité n'ayant pas entraîné la remontée des Polychètes vers l'amont. L'estuaire, zone de transition entre la mer et le fleuve, apparaît comme une mosaïque de peuplements.

La dernière partie est consacrée à la dynamique des populations de *Nereis diversicolor*, largement répandue dans l'estuaire (densité moyenne de 300 à 1.000 individus au m<sup>2</sup> entre 1 et 20 km).

Après avoir retenu la longueur L3 (prostomium + péristomium + 1er sétigère) comme longueur caractéristique (coefficient de corrélation  $r = 0,97$  avec le poids sec ;  $P = 0,0014$  L3 3,9648), les différentes cohortes sont séparées selon deux méthodes :

— la méthode graphique de HARDING.

— la méthode des maximums successifs de DAGET et LE GUEN sur micro-ordinateur.

On peut ainsi mettre en évidence deux périodes de recrutement : la première au début du printemps et la seconde au début de l'automne. Il n'y a donc plus de reproduction continue en amont comme l'avait signalé EL KAIM (1974). Seuls HERPIN et DEHORNE (1925) avaient signalés ce type de reproduction à Cherbourg et à Portel. En Angleterre, il n'y a généralement qu'une période de reproduction ou deux quand les conditions climatiques sont favorables. En Scandinavie, il n'y a toujours qu'un seul recrutement plus tardif au mois de mai. A partir de ces données l'auteur fournit les courbes de croissance pour chacune des six cohortes observées. La biomasse moyenne varie de 13 à 15 g/m<sup>2</sup> et la production annuelle pour l'année 1984, estimée par la méthode de CRISP, varie de 51 à 66 g/m<sup>2</sup>. Ces résultats montrent qu'il existe un accroissement du rapport production/biomasse : P/B (3,3 à 4,6 dans l'estuaire) du Nord de l'Europe vers le Sud. La production étant supérieure dans les eaux plus chaudes de l'Afrique du Nord.

L'originalité de la thèse de Monsieur Patrick GILLET réside dans l'étude de populations de *Nereis diversicolor* au sud de leur zone de répartition ce qui permet des comparaisons très intéressantes avec les travaux anglo-saxons et scandinaves. Cela permet de combler le manque de données sur la biomasse et la production des côtes portugaises et françaises. L'impact du barrage au niveau de la composition faunistique et la dynamique des peuplements et des populations suggère une action de la salinité sur la stratégie de reproduction de *Nereis diversicolor*. Ce sont les premières données concernant les facteurs physiques et chimiques depuis la construction du barrage.

Jerzy Jan NIZINSKI. — **Modélisation du bilan de l'eau d'une futaie de chênes en forêt de Fontainebleau.** Thèse de Docteur-Ingénieur, Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, 20 février 1986. JURY : MM. AUSSENAC, LEMÉE, PERRIER, SAUGIER.

L'objet de la modélisation du bilan hydrique a été une futaie de chênes de 120 ans (*Quercus petraea* Liebl. = *Q. sessiliflora*) qui constitue la parcelle n°267, adjacente à la réserve du Gros-Fouteau, sur le plateau dans la partie centrale de la forêt de Fontainebleau, à l'altitude de 136 m. Le substrat géologique est une formation calcaire de la fin de l'Oligocène, le «calcaire d'Etampes», recouverte au Quaternaire récent par des sables siliceux d'origine éolienne. Ces sables ont constitué des sols lessivés ou podzoliques selon leur épaisseur qui varie en fonction du micro-relief de la dalle calcaire, profonde de 0,5 à 0,9 m. Le climat séquanien, auquel est soumise la région de Fontainebleau, est subocéanique : les précipitations annuelles moyennes (1883 à 1983) sont de 720 mm, avec une répartition régulière au cours de l'année avec des maxima en décembre et janvier (72 mm) et des minima en mars (48 mm) et avril (46 mm). La température moyenne pour la même période est de 10°C, avec une moyenne mensuelle maximum en juillet (18,2°C) et minimum en janvier (2,2°C).

La futaie de chênes a une hauteur moyenne de 30 m et une densité de 180 arbres/ha. La strate arbustive, très claire, est essentiellement constituée de hêtres.

Le mémoire comprend quatre parties :

1. «Cycle hydrologique en forêt», où sont exposées les théories et relations de bases choisies pour la description qualitative des phénomènes de circulation de l'eau dans un écosystème forestier.

2. «Modélisation du bilan d'eau de la forêt», approche quantitative et modélisation des processus précédemment exposés.

3. «La station, résultats obtenus», à savoir les paramètres du milieu nécessaires à la construction du modèle ainsi que les bilans et les flux nécessaires à sa validation.

4. «Comparaison du modèle avec les mesures», qui dégage les grandeurs dont l'étude expérimentale mérite d'être approfondie.

Pour modéliser la circulation de l'eau dans un écosystème forestier à l'échelle du peuplement avec un pas de temps d'une journée, la démarche proposée par MONTEITH en 1965 a été adoptée : la transpiration du couvert forestier est calculée à partir d'une formule de PENMAN modifiée pour prendre en compte l'indice foliaire et la résistance stomatique moyenne des feuilles. Cette méthode présente l'avantage de pouvoir être utilisée en ne disposant que de moyens matériels simples ; d'autre part la station d'étude, supposée représentative de la parcelle, répond aux exigences de cette démarche : uniformité horizontale et verticale du peuplement.

La méthode utilisée suppose que :

— la résistance du couvert est nulle dès que la surface est mouillée ; l'évaporation de l'eau à partir des surfaces végétales est alors similaire au processus d'évaporation d'une surface d'eau libre (sous-modèle de l'interception) ;

— dès que la surface est sèche, elle exerce une résistance au flux de vapeur d'eau, calculée à partir de la résistance stomatique en supposant que toutes les feuilles ont un comportement stomatique semblable, ce qui revient à assimiler l'ensemble des feuilles du peuplement à une feuille moyenne unique (sous-modèle de la transpiration).

● Le sous-modèle de l'interception est inspiré du modèle

de RUTTER de 1971, utilisant la notion de capacité de rétention en eau des couronnes d'arbres et de la litière. Dans ce modèle les surfaces des couronnes d'arbres et la litière fonctionnent comme deux réservoirs en parallèle qui se «vident» au-dessus d'un seuil correspondant à la capacité maximale de rétention en eau. L'estimation de ces valeurs «seuils» constitue donc le facteur limitant de la précision de la prédiction du flux d'eau intercepté. Par rapport au modèle de RUTTER nous avons été amené à introduire deux nouveaux paramètres : la capacité de rétention en eau des surfaces des troncs d'arbres et l'évolution saisonnière de la capacité de rétention en eau des couronnes d'arbres en fonction de l'indice foliaire (prédit par le sous-modèle de l'indice foliaire).

● Le sous-modèle de la transpiration a repris en la simplifiant, la partie conceptuelle du modèle de SAUGIER de 1974, qui calcule chaque jour le potentiel hydrique des feuilles en supposant que l'extraction racinaire égalise la transpiration. Dans un tel modèle, mis au point sur un peuplement graminéen en été, la relation — résistance stomatique moyenne/potential hydrique foliaire — est décrite par une fonction empirique applicable à la prairie étudiée pour différentes valeurs d'indice foliaire ; mais contrairement à une prairie dont le renouvellement de feuilles est continu et important, la production de feuilles des espèces arborescentes caducifolies et la sénescence de ces feuilles sont deux phénomènes dissociés dans le temps : il y a production d'une surface foliaire donnée qui est stable pendant toute la période de végétation et qui meurt globalement à un moment donné. Nous avons donc été amené à aborder la relation de la résistance stomatique moyenne avec le potentiel hydrique foliaire d'une façon dynamique : cette relation varie avec l'indice foliaire et, une fois l'indice foliaire maximal atteint, avec l'âge des feuilles jusqu'à leur mort (sous-modèle de la résistance stomatique).

D'après la méthode de calcul choisie, le flux de vapeur d'eau en provenance du couvert est régulé par la résistance de ce couvert dont l'évolution est elle-même contrôlée par les variations de l'indice foliaire et de la résistance stomatique ; cette démarche nous a amené à établir des sous-modèles permettant de déterminer :

— la date de débourrement et l'évolution de l'indice foliaire pendant toute la saison de végétation (sous-modèle de l'indice foliaire) ;

— l'évolution des résistances stomatiques en relation avec l'état physiologique des feuilles (sous-modèle de la résistance stomatique).

Ces sous-modèles ont été mis au point en 1981 et ont été validés lors des saisons végétatives 1982 et 1983, sur la base des mesures réalisées dans le dispositif expérimental en forêt de Fontainebleau :

— pour l'indice foliaire : mesure de cet indice, observation du débourrement, mesure de l'augmentation et de la diminution de la surface de feuilles d'après le suivi de leur croissance et leur chute ;

— pour la résistance stomatique : mesure de celle-ci (poromètre) et du potentiel hydrique des feuilles correspondant (chambre à pression).

Une méthodologie opérationnelle qui n'existait pas jusqu'alors a été établie pour permettre de prédire l'évolution saisonnière de l'état de l'appareil foliaire avec comme variables d'entrée la température moyenne de l'air et la photopériode. L'intérêt d'un tel modèle réside dans la facilité de son application. Il reste à tester ces sous-modèles avec des données concernant d'autres populations de *Quercus petraea*, puis d'autres espèces arborescentes caducifolies.

Le modèle général du bilan d'eau a été validé pour les années 1981, 1982 et 1983 sur la base des mesures de la réserve

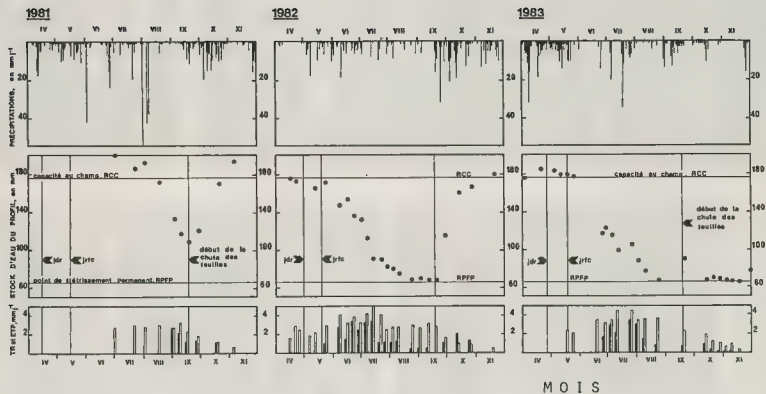


FIG 1. — Évolution de la réserve totale en eau du sol. Valeurs moyennes pour l'ensemble du peuplement durant les années 1981, 1982 et 1983. En bas, transpiration, TR (colonnes noires) et évapotranspiration potentielle, ETP (colonnes blanches). jdr : jour du débourrement ; jrc : jour de la fin d'accroissement en surface des feuilles

TABLEAU 1

Précipitations au sol, écoulement le long des troncs et interception dans le peuplement de *Quercus petraea* (futaie de 120 ans), en bas valeurs cumulées durant les phénophases sans feuilles et avec feuilles du 29 janvier 1981 au 16 décembre 1983.

| Période                                   | Précipitations incidentes (pi) en mm | Précipitations au sol (Ps), en mm (en % Pi) | Interception en mm (en % Pi) | Écoulement le long des troncs en mm (en % Pi) |
|-------------------------------------------|--------------------------------------|---------------------------------------------|------------------------------|-----------------------------------------------|
| 1                                         | 2                                    | 3                                           | 4                            | 5                                             |
| Phases sans feuilles                      | 1.061,60                             | 813,73 (76,65)                              | 237,25 (22,35)               | 10,62 (1,00)                                  |
| Phases avec feuilles*                     | 1.132,10                             | 741,39 (65,49)                              | 389,35 (34,39)               | 1,36 (0,12)                                   |
| Du 29 janvier 1981<br>au 16 décembre 1983 | 2.514,30                             | 1.776,22 (70,62)                            | 722,49 (28,74)               | 15,59 (0,62)                                  |

\* Sans phénophases intermédiaires

en eau du sol (Figure 1) (sonde à neutrons), des précipitations incidentes, des précipitations au sol (pluviomètres) et de l'écoulement le long des troncs (gouttières) (Tableau 1). Les valeurs du drainage, de l'interception et de la transpiration ont été déduites. La figure 1 donne les valeurs de la transpiration et du rapport transpiration/demande évaporative de l'atmosphère (TR/ETP) pour l'ensemble du peuplement. Du débourrage jusqu'à la chute des feuilles, le peuplement a transpiré en moyenne 283 mm d'eau par an, soit une moyenne journalière de 1,4 mm/jour (durée de la période végétative : 205 jours). La transpiration et le rapport TR/ETP évoluent en deux temps : (1) ces deux grandeurs augmentent du débourrage jusqu'à début juillet (le déficit hydrique est négligeable ou faible). Ces variations dépendent à la fois des facteurs climatiques (augmentation de la demande évaporative de l'atmosphère) et des caractéristiques physiologiques de *Quercus petraea* (évolution du comportement stomatique) ; (2) Ensuite ces deux grandeurs diminuent, en corrélation avec un déficit hydrique modéré ou sévère. La figure 1 illustre la corrélation existant entre l'épuisement de la réserve en eau utile du sol et la diminution de la transpiration et du rapport TR/ETP.

L'accord entre les valeurs mesurées et simulées des précipitations au sol, de l'écoulement le long des troncs et du stock d'eau du sol est satisfaisant, ce qui permet de généraliser la simulation obtenue à d'autres années lorsqu'on connaît les variables météorologiques d'entrée du modèle (rayonnement global, température de l'air, température de rosée, vitesse du vent et précipitations à découvert).

Ce modèle permet notamment de bien caractériser la durée et l'intensité des épisodes de sécheresse qui peuvent affecter de façon significative la production de bois ; d'autre part, à l'aide de ce modèle, on peut apprécier l'impact de la présence d'un peuplement forestier sur le bilan hydrique d'une région. Il y a lieu d'indiquer que dans ce domaine, il existe peu de modèles susceptibles d'être facilement utilisés.

D'un point de vue fondamental, ce modèle a mis en évidence l'obligation d'aborder les phénomènes physiques et physiologiques dans leur dynamique ; d'autre part, il a permis de dégager les principaux phénomènes dont l'étude expérimentale devra être approfondie.

Jean-Michel CHACORNAC. — Lacs d'altitude : métabolisme oligotrophe et approche typologique des écosystèmes. Thèse de Doctorat soutenue le 13 février 1986 devant l'Université Claude Bernard - Lyon I. JURY : Mme BOUVET, MM. CAPLANCO, JUGET, PATTÉE, ROUX, TOMASONE.

Ce travail présente une bibliographie sur les lacs d'altitude, une monographie du lac du Brévent (altitude 2127 mètres, Alpes, Haute-Savoie) et une étude comparative des caractéristiques de 30 lacs de montagnes (altitudes 1200-2600 m).

Le lac du Brévent est un lac oligotrophe de type alpin, subissant une période de gel de 8 mois avec une couverture de glace atteignant 2,5 mètres d'épaisseur. La dynamique saisonnière des substances dissoutes révèle de fortes accumulations hypolimniques pendant la période hivernale et leur dilution dans toute la masse d'eau au dégel, point de départ

de l'activité autotrophe. Au dégel, le relargage des phosphates piégés dans les sédiments conduit à de fortes teneurs dans la masse d'eau et provoque une production primaire « élevée » (180 mg C/m<sup>2</sup>/j) et des valeurs notables de P/B phytoplanctoniques. La productivité est de 3,5 g C/m<sup>2</sup>/an. La présence d'une activité autotrophe et d'une activité hétérotrophe sous la glace est discutée.

Le zooplancton n'est composé que de trois espèces : le Copépode *Cyclops abyssorum taticus* (Kozminsky, 1927), les Rotifères *Polyarthra dolichoptera* (Idelson, 1925) et *Keratella hiemalis* (Carlin, 1943). Ces derniers se développent à partir du dégel et sont présents jusqu'au troisième mois de la période de gel. *Polyarthra dolichoptera* atteint une production maximale de 20.000 ind./m<sup>2</sup>/j. La dynamique de population de *Cyclops abyssorum taticus* a montré que la structure de la population évoluait de manière surprenante pendant le cycle d'étude, sous l'influence d'une prédation piscicole importante.

Le stock de poissons est composé du varon (*Phoxinus phoxinus*, Linné, 1758) et des quatre Salmonidés *Salmo gairdneri* (Richardson, 1936), *Salmo trutta* (Linné, 1758), *Salvelinus alpinus* (Mitchell, 1815) et *Salvelinus fontinalis* (Linné, 1758). Chaque année un déversement entretient une surcharge constante de la biomasse totale du lac. La croissance de l'omble chevalier est beaucoup plus rapide que celle des autres Salmonidés. Dans ce milieu oligotrophe, les poissons exploitent toutes les ressources alimentaires, même si leur rendement énergétique est très faible. Le problème global de la gestion piscicole des lacs de montagne est soulevé.

L'approche typologique des lacs d'altitude permet, d'une part de préciser la position du lac du Brévent parmi l'ensemble des lacs de haute montagne et, d'autre part de soulever les contraintes à résoudre pour la mise au point d'une typologie des lacs de montagne.

Sylvain DOLEDEC. — **Les peuplements de macroinvertébrés benthiques du cours inférieur de l'Ardeche. Dynamique spatio-temporelle.** Thèse de Doctorat soutenue le 3 janvier 1986 à l'Université Claude Bernard — LYON I. JURY : MM. D. CHESSEL, H. DECAMPS, J. GIUDICELLI, A.L. ROUX, H. TACHET (247 p., 44 tab., 122 fig.)

Ce travail vise à combler les lacunes existant dans les recherches hydrobiologiques de l'Ardeche au niveau des Gorges (VALLON-PONT-D'ARC à ST-MARTIN-D'ARDECHE) par suite de la difficulté d'accès du secteur. De plus, il s'avérerait nécessaire d'approfondir les connaissances de cette zone de transition vers la région méditerranéenne, maintenant placée en Réserve Naturelle. Cette étude a donc pour but de donner une vue d'ensemble de la faune de macroinvertébrés benthiques et de ses rapports avec le milieu en tenant compte de leurs distributions spatiales et des événements temporels (hydrauliques, saisonniers) régissant les cycles de vie de ces organismes.

Six stations réparties de RUOMS à ST-MARTIN-D'ARDECHE ont permis d'établir un état de référence du secteur. Par la suite, la zone de Gorges a été plus spécialement échantillonnée. La première partie du manuscrit est consacrée à la description du milieu environnant, de ses contraintes physiques (température, courant, substrat), chimiques (sels dissous) et trophiques (détritus organiques). La deuxième partie traite de la nature des peuplements de macroinvertébrés benthiques, de leurs modalités d'évolution saisonnière et de leurs répartitions spatiales (longitudinale et transversale).

## LE MILIEU

La présentation générale (climatologie, hydrologie, géologie) permet de faire état de deux conclusions principales :

— Le régime climatique contrasté, à caractère montagnard sur le fond du bassin versant de l'Ardeche, influence directement le régime hydrologique de ce cours d'eau. Celui-ci est caractérisé par de brusques montées d'eau dont la fréquence est maximale au mois de novembre et d'avril à mai.

— L'importante activité touristique estivale combinée à la faiblesse des débits contribue à la dégradation de la qualité des eaux en été. Les capacités de régénération de la rivière sont importantes.

## LES CARACTÉRISTIQUES MÉSOLOGIQUES PHYSIQUES

L'examen du suivi en continu de la température en 1984 montre que l'altitude basse (inférieure à 100 m) combinée à la situation de bas-cours d'eau entraînent le phénomène classique d'amortissement des variations quotidiennes. De plus, la situation de cette rivière au fond de gorges induit de faibles écarts thermiques hivernaux.

L'analyse granulométrique a permis de distinguer les répercussions des épisodes de crues au niveau du substrat. La dynamique des particules granulométriques révèle une différence de stabilité entre les Gorges et l'amont immédiat du défilé. Dans les Gorges, le substrat est peu stabilisé et présente une granulométrie grossière (substrat d'érosion) ; à l'amont des Gorges, la sédimentation des particules fines est préservée grâce à une meilleure stabilité du substrat. Les variations temporelles de la quantité de matières organiques du sédiment sont influencées par le régime hydrologique, la topographie des stations et la densité du couvert végétal le bordant. Il existe une concordance entre la distinction faite par l'analyse granulométrique et l'analyse du dépôt de matières organiques. Cette concordance confirme les résultats de la littérature (REICE, 1977 ; RABENI et MINS-HALL, 1978).

## LES PARAMÈTRES CHIMIQUES

14 relevés mensuels ont été réalisés de juillet 1982 à août 1983 sur six stations de RUOMS à ST-MARTIN-D'ARDECHE. Les 17 variables concernées ont fait l'objet d'une Analyse en Composantes Principales Normée (ACPN). Une typologie de ces variables a ainsi pu être établie en fonction de leurs modalités d'évolutions temporelles et spatiales.

— Descripteurs chimiques saisonniers de premier ordre : ils présentent un maximum en été (août) et un minimum en hiver (février). Ce sont la température de l'eau (corrélée positivement à la température de l'air), l'oxygène dissous (corrélée négativement à la température de l'eau (cycle inverse du régime thermique lié au phénomène de dilution de l'oxygène)), les nitrates (corrélée négativement avec la température (influence de l'ensoleillement sur l'activité photosynthétique des végétaux aquatiques)).

— Descripteurs chimiques saisonniers de second ordre : les paramètres de la minéralisation (titre alcalimétrique, dureté calcique et totale, conductivité) ont un cycle complexe faisant intervenir l'influence de la température (phénomène de dissolution des ions favorisé par une augmentation de température) et du débit (dilution des eaux en période de crue).

Les variations de ces deux types de descripteurs chimiques observés de RUOMS à ST-MARTIN-D'ARDECHE correspondent à un réchauffement, légèrement perceptible, pour la température et une augmentation de minéralisation pour les paramètres concernés.

— Descripteurs chimiques de pollution : La DBO<sub>5</sub> et l'oxydabilité sont des variables de description directe alors que l'azote et le pH ont un rôle plus complexe. Des valeurs critiques surviennent au cours de l'été d'hiver par suite des activités viciées de VALLON-PONT-D'ARC. Les sources de pollution sont individualisées et localisées à l'aval des agglomérations de RUOMS et de VALLON-PONT-D'ARC ; les capacités d'autoépuration de la rivière sont mises en évidence par l'observation d'une régénération des eaux dans les Gorges.

## LES MACROINVERTÉBRÉS BENTHIQUES

Un total de 130 taxons a pu être récolté de juillet 1982 à décembre 1984 à l'aide de différentes techniques : filet de type Surber, substrats artificiels et piègeage lumineux. La réduction de richesse faunistique de certains groupes d'Insectes (Plécoptères, Trichoptères, Ephéméroptères) par rapport à des cours d'eau plus septentrionaux traduit une tendance méditerranéenne de l'ensemble du peuplement benthique de l'Ardèche. Cette tendance s'exprime également par l'important développement d'espèces non exclusives mais fréquemment rencontrées sur le cours inférieur de réseaux hydrographiques méridionaux : *Oligoneuriella rhenana*, *Ephoron virgo*, *Ecdyonurus dispar*, *Ecdyonurus insignis*, *Choroterpes picteti*, *Cheumatopsyche lepida*, *Chimarra marginata*...

L'examen de l'évolution des grands groupes faunistiques a permis de mettre en évidence une évolution saisonnière inverse des Coléoptères, Trichoptères et Hydracariens qui sont estivaux, par rapport aux Diptères Chironomidae et Ephéméroptères plutôt hivernaux et printaniers. Une forte proportion d'Oligochètes (avec *Stylaria lacustris*) est observée au printemps et en été. L'été et l'automne sont caractérisés par l'apparition de groupes tels que les Planaires et les Plécoptères.

L'examen du peuplement benthique sous l'angle trophique montre une forte prédominance des groupes de brouteurs (Elmidae) et collecteurs (Simuliidae, Hydropsychidae...).

## MODALITÉS DE SUCCESSION TEMPORELLE

Une matrice de 67 prélèvements par 97 taxons est traitée à l'aide d'une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC). La structure de ce plan d'échantillonnage est régie par les cycles biologiques des organismes benthiques. Le premier axe de l'analyse est corrélé aux caractéristiques thermiques de l'eau entre deux prélèvements. Le second axe traduit l'évolution annuelle de la longueur du jour. Une méthode originale de représentation espace-temps a permis d'établir une typologie saisonnière des prélèvements s'appuyant sur l'examen de la structure de la matrice espèce par espèce. Trois périodes principales peuvent être distinguées :

- Hiver : novembre, décembre à avril,
- Printemps : mai, juin, début juillet,
- Été : fin juillet, août, septembre, octobre.

L'analyse du peuplement à partir des pôles positif et négatif de l'analyse précédente révèle la complexité des influences spatio-temporelles. Les influences hydrologiques (crue) sont ainsi prises en compte par l'aspect temporel.

La typologie saisonnière ainsi complétée montre qu'il existe en Ardèche deux périodes extrêmes (hiver et été) à conditions pouvant être défavorables. L'hiver peut être caractérisé par des crues importantes propres à déstabiliser les peuplements. L'été présente des températures élevées et des conditions d'étiage défavorables. La période printanière

se comporte comme un écotone saisonnier.

## MODALITÉS SPATIALES DE DISTRIBUTION DES ORGANISMES

L'existence d'une variabilité de l'abondance maximale des espèces rencontrées à l'amont et à l'aval des Gorges de l'Ardèche est mise en évidence. Elle répond aux données de la littérature, notamment en ce qui concerne la succession altitudinale des Hydropsychidae ou des Elmidae. Cette évolution est à mettre en relation avec un changement dans la topographie du cours d'eau à la sortie des Gorges. L'impact de l'agglomération de Vallon-Pont-d'Arc se traduit par une réduction des effectifs d'Elmidae et l'apparition d'espèces polluo-résistantes (*Chironomus thummi*).

A l'échelle de la microdistribution, les variations longitudinales et transversales de distribution du peuplement de macroinvertébrés benthiques résultent de l'interaction entre les variables mésologiques telles que le courant, la granulométrie et les détritus organiques. Le courant est un facteur déterminant de la distribution des espèces. Une typologie entre faciès de «rapide» et faciès lent est ainsi établie. La distinction des Gorges de l'Ardèche par rapport à leur amont immédiat mise en évidence à partir des caractéristiques de stabilité du substrat se répercute sur la structure des peuplements benthiques.

La situation de l'Ardèche dans la zonation des eaux courantes fait l'objet d'une discussion. Le peuplement piscicole présente une faune mixte à Cyprinidés d'eaux vives dominants (*Chondrostoma nasus*, *Chondrostoma toxostoma*, *Barbus barbus*, *Telestes soufia*...). D'après le classement des biotopes proposé par ILLIES (1978), 54 espèces de macroinvertébrés benthiques sont rhythroniques pour 48 espèces potamiques. L'appartenance typologique des espèces de l'Ardèche dans les Gorges, selon VERNEAUX (1973) correspond à un chevauchement de niveaux typologiques. Le peuplement benthique est situé à l'intersection de l'Hyporhithron et de l'Epipotamon. Il est conclu que les caractéristiques topographiques des Gorges de l'Ardèche sont propres à retarder l'évolution de la rivière vers le Potamon.

## RÉFÉRENCES CITÉES

- ILLIES (J.), 1978. — *Limnofauna Europea*. FISHER (G.) éd., STUTTGART-NEW-YORK, 532 p.
- RABENI (C.F.) et MINSHALL (G.W.), 1978. — Factors affecting microdistribution of stream benthic insects. *Oikos*, 29, p. 33-43.
- REICE (S.R.), 1977. — The role of animal associations and current velocity in sediment specific leaf litter decomposition. *Oikos*, 29, p. 35-365.
- VERNEAUX (J.), 1973. — Cours d'eau de Franche-Comté (Massif du Jura). Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs. Essai de biotypologie. *Thèse de Doctorat es Sciences*, Univ. Besançon, 257 p.



## ANALYSES D'OUVRAGES

D. CHERIX. — *Les fourmis des bois ou fourmis rouges*. Série «Comment vivent-ils», volume 15. Un volume cartonné 64 pages, 60 illustrations en couleurs et 33 en noir et blanc. Editions Payot, Lausanne, 1986. Prix : 89 francs. ISBN 2-601-02215-9.

Les fourmis des bois ou fourmis rouges, du groupe de *Formica rufa* figurent parmi les insectes les plus fascinants d'Europe. Elles jouent un rôle fondamental dans le fonctionnement de l'écosystème forestier, en particulier en réduisant l'abondance des insectes ravageurs, en remuant le sol, en disséminant les espèces végétales, etc. La biologie de ces insectes est passionnante à étudier et elle révèle des faits étonnants. Citons en particulier l'existence de «super colonies» dont la plus importante, découverte en Suisse, compte 1.200 fourmilières reliées entre elles par plus de 100 km de pistes. Rédigé par un spécialiste qui étudie depuis longtemps les fourmis. Cet ouvrage est passionnant à lire ; il est magnifiquement illustré et il représente une synthèse de tout ce que l'on sait de ces insectes. Nul doute qu'il intéressera un large public. Une seule remarque : malgré la qualité matérielle de la présentation, le prix de 89 francs paraît trop élevé.

Dans la même collection, déjà riche de 16 titres, signalons P. CLERGEAU. *L'étourneau sansonnet*. 64 pages et 88 photos. Étude biologique de l'étourneau, espèce en voie d'extinction qui développe des populations abondantes et devient nuisible ; un aperçu détaillé des dégâts et des méthodes de lutte est présenté.

U. SCHWARZ. *Le jardin naturel*, avec 94 pages et 68 illustrations en couleurs. Après avoir constaté la disparition de nombreux biotopes et de leur flore, l'auteur propose quelques mesures simples permettant à la végétation spontanée de se développer dans de nombreux sites, fournaissant ainsi le gîte à toute une faune qui lui est associée. C'est un intéressant exercice d'écologie appliquée contribuant à sauvegarder la variété de la faune et de la flore

R. DAJOZ

R.M. SIBLY & P. CALOW. — *Physiological ecology of animals*. Blackwell Scientific Publications, 1986. Un volume broché, IX + 179 pages. Prix : 11,95 £. ISBN : 0-632-01495-4.

Le but de ce livre est de relier les concepts de la physiologie animale et ceux de la biologie évolutive et de l'écologie. Les modèles qui sont ainsi établis permettent d'interpréter les données physiologiques classiques et de réaliser des prédictions relatives aux stratégies physiologiques optimales en fonction des conditions de vie de l'animal. Sont ainsi envisagés les aspects suivants de la physiologie : alimentation et digestion ; dépenses métaboliques nécessaires au maintien de la vie ; reproduction ; croissance ; contraintes morphologiques et physiologiques imposées par la taille ; classification

des habitats et pression de sélection. Illustré par de nombreux exemples, cet ouvrage montre que l'étude de la physiologie des organismes peut beaucoup s'enrichir en adoptant les points de vue de la biologie évolutive et de l'écologie.

R. DAJOZ

*L'emploi d'ennemis naturels dans la protection des cultures*. Les Colloques de l'INRA n°34. Ouvrage collectif, 196 pages. Editions de l'INRA, 1986. Prix : 90 francs. ISBN : 2-85340-748-9.

Cet ouvrage est un ensemble d'articles qui font le point sur divers aspects des recherches menées en France dans le domaine de la lutte biologique contre les ennemis des cultures. Comme le rappelle P. FERON, «l'INRA est resté fidèle aux concepts de protection des auxiliaires indigènes par un aménagement raisonné de la lutte chimique et à l'exploitation des potentialités agronomiques de certains d'entre eux, indigènes ou exotiques. Des procédés biotechniques, basés sur la connaissance approfondie des rapports entre individus appartenant à la même espèce ont été développés et paraissent pouvoir être exploités dans le cadre d'une lutte intégrée. Plus récemment des orientations nouvelles de recherche ont été affichées : elles portent sur la résistance des auxiliaires aux pesticides ainsi que sur la résistance des plantes cultivées aux ravageurs». Les divers articles de l'ouvrage précisent ces notions sur des exemples concrets. Ainsi la protection contre la pyrale du maïs est assurée plus efficacement par les Trichogrammes que par les traitements insecticides ; la lutte contre le carpocapse des pommes est satisfaisante avec des biopesticides à base de virus de la granulose ; les champignons du genre *Trichoderma* donnent des espoirs dans la protection des arbres fruitiers contre divers champignons pathogènes, etc. La lecture de ce volume permet de penser que la lutte biologique, qui dispose maintenant d'une large gamme de techniques, est une méthode d'avenir qui permettra de réduire sensiblement l'empoisonnement des écosystèmes par des pesticides de toutes sortes.

R. DAJOZ

V. GIANINAZZI-PEARSON & S. GIANINAZZI (ed.). — *Aspects physiologiques et génétiques des mycorrhizes*. Actes du premier symposium européen sur les mycorrhizes. Un volume relié 832 pages. Editions de l'INRA, 1986. Prix : 340 francs. ISBN : 2-85340-774-8.

«Ces dernières années ont été marquées par l'intérêt croissant porté à l'étude des systèmes symbiotiques, en particulier des mycorrhizes, vu l'intérêt qu'ils peuvent avoir dans la production végétale». Cette phrase extraite de la présentation montre l'intérêt de ce livre. La première partie est constituée par des revues consacrées à quatre thèmes. Le premier est celui de la spécificité des associations mycorrhiziennes et des mécanismes de reconnaissance entre organismes ; le

deuxième est celui de la nutrition carbonée, azotée et phosphorée dans les associations mycorrhiziennes ; le troisième est celui de la taxonomie et de la génétique des organismes mycorrhiziens ; le dernier est celui des interactions non nutritives entre les mycorrhizes et l'environnement.

La deuxième partie du livre, la plus importante, renferme plus d'une centaine de communications consacrées aux thèmes suivants : localisation et dynamique de la mycorrhization ; interactions cellulaires et processus d'échanges entre hôte et champignon ; nutrition phosphatée ; bilan énergétique ; méthodes modernes pour l'étude de la physiologie des mycorrhizes ; importance de la connaissance de la physiologie de la mycorrhization pour les pratiques culturales ; comportement *in vitro*, stockage et banques de souches ; aspects génétiques des interactions chez les mycorrhizes ; taxonomie et groupes physiologiques chez les champignons mycorrhiziogènes ; effets mycorrhiziens non nutritifs ; influence de l'environnement sur la formation et le fonctionnement des mycorrhizes, interactions microbiennes et protection contre les maladies. Comme on ne voit le sommaire est très riche et il intéressera aussi bien le botaniste que l'agronome ou l'écologiste. Parmi bien d'autres aspects intéressants on mentionnera l'importance des phénomènes d'interactions et d'antagonisme et l'usage que l'on peut en faire — ou que l'on pense pouvoir en faire — pour la protection des cultures contre les bactéries et champignons pathogènes.

Voici un ouvrage utile, sur un sujet en plein développement, que beaucoup liront avec intérêt.

R. DAJOZ

E.A. CURL & B. TRUELOVE. — *The rhizosphere*. Un volume relié X + 288 pages. Prix : 228 DM. Paru en 1986. Collection «Advances series in agricultural sciences» n°15. Springer éditeur, Berlin. ISBN : 3-540-15803-0.

La croissance des végétaux est largement sous la dépendance des caractéristiques abiotiques et biotiques de l'interface comprise entre les racines et le sol et que l'on appelle la rhizosphère, terme proposé et défini en 1904 par l'agronome et bactériologiste allemand Lorenz Hiltner. Depuis l'étude du milieu dans lequel baignent les racines a largement été développée, et un aperçu historique de ces études est donné dans le premier chapitre de ce livre. Le chapitre 2 est consacré à une analyse détaillée (43 pages) de la structure et des fonctions des racines, et en particulier de leur rôle dans l'absorption de l'eau. Le chapitre trois est consacré aux exsudats racinaires : méthodes d'étude, nature et diversité, lieux de production, rôles. Le chapitre quatre traite des populations bactériennes, de la flore et de la faune qui habitent la rhizosphère. Le chapitre cinq présente les interactions entre les populations microbiennes et les végétaux, commensalisme, mutualisme, antagonisme, compétition, antibiose, parasitisme et prédation. Ces divers types d'interactions, qui sont de mieux en mieux connus, ont une importance considérable pour les plantes. Le rôle de ces interactions est démontré dans les chapitres six et sept qui exposent les relations entre la rhizosphère et la croissance des végétaux, et entre la rhizosphère et les maladies des plantes. Le dernier chapitre est une sorte de conclusion qui résume l'état actuel de nos connaissances et expose les directions de recherche souhaitables dans le futur, en particulier dans le domaine de la croissance des végétaux, de la pathologie végétale, de la lutte biologique.

Voici une excellente mise au point sur un sujet en plein développement.

R. DAJOZ

W. KLINGMULLER (éditeur). — *Azospirillum III. Genetics, physiology, ecology*. Un volume relié 263 pages. Prix : 78 DM. Springer éditeur, Berlin. ISBN : 3-540-15914-2.

Les *Azospirillum* sont des Bactéries qui vivent en association avec les racines de diverses plantes cultivées. Étant donné que ces Bactéries sont capables de fixer l'azote atmosphérique et qu'elles sécrètent des substances de croissance pour les végétaux, il semble possible de les utiliser pour augmenter les rendements des récoltes. Ce livre réunit les communications qui ont été présentées à un congrès international et qui traitent de divers aspects de la génétique, de la physiologie et de l'écologie des *Azospirillum*.

R. DAJOZ

R.J. PUTMAN. — *Grazing in temperate ecosystems. Large herbivores and the ecology of New Forest*. Un volume relié 210 pages, paru en 1986. Prix : 17,95£. Croom Helm éditeur, London. ISBN : 0-7099-4036-X.

Dans le sud de l'Angleterre, New Forest est une région qui, classée comme chasse royale depuis le onzième siècle, subit un pâturage intense par 2.500 Cervidés, 3.500 poneys et 2.000 bovins. L'impact de ces animaux a créé des types de végétation originaux. Le comportement de tous ces grands herbivores et en particulier leur comportement alimentaire est étudié en détail ; l'impact sur la végétation peut avoir des conséquences indirectes. Ainsi lorsque la pression exercée par le pâturage des grands herbivores augmente, les populations de petits rongeurs diminuent et ceci retentit sur les Rapaces dont le comportement alimentaire change et dont la fécondité diminue. Ce petit livre apporte beaucoup de données originales et intéressantes sur l'écologie et le comportement de divers grands herbivores d'Europe.

R. DAJOZ

R. HEIM. — *Les champignons toxiques et hallucinogènes*. Un volume relié, 270 pages, 15 planches photos h.t. Editions Boubée, Paris. ISBN : 2-85004-013-4.

Cet ouvrage, paru pour la première fois en 1978, vient d'être réédité. Après avoir étudié les empoisonnements fongiques à travers les âges, l'auteur présente successivement les champignons toxiques, les symptômes de l'empoisonnement et étudie la nature chimique des toxines : amanites mortelles, lépiotes roissantes et *Cortinarius orellanus*, agarics à muscarines, gyromitres, coprins et lépiote de Morgan, champignons toxiques à l'état cru, champignons provoquant des maux gastro-intestinaux. Une autre partie du livre traite des champignons hallucinogènes que R. HEIM a beaucoup étudiés personnellement. Il termine par les intoxications dues à l'ergot du seigle.

Par sa documentation très vaste cet ouvrage sera lu avec intérêt non seulement par les mycologues mais aussi par tous les naturalistes curieux.

R. DAJOZ

N. POLUNIN (éditeur). — *Ecosystem theory and application*. Un volume relié XV + 445 pages, prix : 49,95 £. John Wiley éditeur, 1986. ISBN 0-471-10274-1.

Ce volume est le cinquième d'une série intitulée «Environmental monographs & symposia». Il s'ouvre par un article général dû à E.P. ODUM et intitulé «Perspective of eco-

systeme theory and application» dans lequel l'auteur montre qu'un écosystème doit être étudié d'un point de vue global, et non comme la somme d'éléments indépendants. C'est la seule façon d'intégrer l'écologie dans les activités humaines et en particulier dans les programmes d'aménagement.

Viennent ensuite vingt articles rédigés par différents auteurs, et dans lesquels divers aspects théoriques ou appliqués à l'étude des écosystèmes sont examinés. Les écosystèmes envisagés intéressent les milieux arctique et alpin, la forêt tropicale, les déserts, la mer, les estuaires. Parmi les articles généraux citons en particulier : The conflict between development and nature conservation, with special reference to desertification par K. CURRY-LINDAHL ; the emergence of materially-closed system ecology par C.E. FOL-SOME et J.A. HANSON ; macroecology from an economic perspective ; exemplifying the congruity of systems ecology with human economics par D.J. Rapport ; ecological phenomena in evolutionary perspective par E.R. PIANKA ; energy in ecosystems par H.T. ODUM.

Ouvrage intéressant qui montre bien comment une connaissance approfondie de la structure et du fonctionnement des écosystèmes naturels est indispensable à la connaissance des écosystèmes artificiels créés par l'homme et à l'aménagement des écosystèmes naturels d'une façon rationnelle.

R. DAJOZ

G. KAULE. — *Arten und Biotopschutz*. Un volume relié, 461 pages ; prix 88 DM. Ulmer éditeur, Stuttgart. ISBN : 3-8001-2519-6.

Abondamment illustré de photos et de schémas, voici un livre qui traite de la « protection des espèces et des biotopes », qui est très bien documenté et illustré d'exemples précis (choisis surtout en Allemagne). Pourquoi protéger les espèces et les biotopes, comment faire du point de vue pratique, quelles sont les espèces à protéger, voici quelques uns des sujets traités. Ce livre sera certainement consulté par tous ceux qui sont engagés dans des actions de protection d'espèces ou de biotopes. Il renferme en outre de nombreuses données sur des espèces animales et végétales et sur les biotopes de grand intérêt. La présentation est excellente, avec de nombreuses photos et une abondante illustration souvent en couleurs.

R. DAJOZ

M. EVENARI, I. NOY-MEIR, D.W. GOODALL. — *Ecosystems of the world*. Volume 12 B : Hot deserts and arid shrubland. Un volume relié, VIII + 451 pages. Elsevier éditeur, Amsterdam, 1986. ISBN : 0-444-42296-X.

Dans la collection « Ecosystems of the world » la section consacrée aux déserts chauds et aux zones arides comprend deux volumes. Nous avons déjà rendu compte ici du volume 12 A paru en 1985. Le volume 12 B termine cette section. Il comprend des chapitres consacrés aux régions suivantes : les déserts du Moyen-Orient ; les déserts de la péninsule arabique ; le désert de Thar ; les déserts et zones arides d'Afrique du Nord ; les déserts d'Egypte et du Soudan ; le Sahel au nord de l'Équateur ; le désert de Namib ; le Karoo et le Kalahari ; les régions arides de Madagascar ; vue générale sur les écosystèmes déserts chauds. Ce volume est donc consacré à l'ancien monde. Chaque monographie régionale est rédigée par un spécialiste qui connaît bien le pays (par exemple l'Afrique du Nord par H. le HOUEROU, le Sahel par Th. MONOD). Il s'agit à chaque fois d'une mise au point très complète s'appuyant sur une bibliographie très abondante et présentant tous les aspects des écosystèmes désertiques : géologie et

géomorphologie, sol, climat, végétation, faune, structure et fonctionnement de l'écosystème. L'illustration est abondante et de qualité ; la présentation excellente ; des index très complets permettent de trouver facilement un renseignement. Les deux volumes de cette série représentent une base de référence indispensable pour tous ceux qui s'intéressent aux zones arides.

R. DAJOZ

H. ELLENGERG, R. MAYER, J. SCHAUERMANN. — *Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojekts 1966-1986*. Un volume relié 507 pages, Eugen Ulmer éditeur, Stuttgart, 1986. Prix : 120 DM. ISBN : 3-8001-3431-4.

Dans le cadre du Programme Biologique International une étude extensive de l'écosystème forestier de Solling en Allemagne fédérale, près de Göttingen, a été entreprise en 1966. Cette étude s'est poursuivie depuis sans interruption et il est possible de dire que, actuellement, cette forêt est la mieux connue tout au moins en Europe.

Ce volume regroupe et synthétise l'ensemble des résultats obtenus. Ceci est fort utile car beaucoup de publications ont été faites dans des revues peu faciles à trouver et, de plus, la bibliographie signale de nombreux travaux non publiés.

Une première partie présente sommairement les recherches entreprises dans le cadre du Programme Biologique International en particulier sur les forêts européennes, puis d'une façon plus détaillée le projet « Solling ». Ensuite viennent sept parties importantes. La première présente la région, l'état actuel de la végétation, le climat et les microclimats, la géologie, les types de sols et d'humus. La deuxième partie est consacrée à l'étude des associations végétales et à la productivité ; la troisième, traite de la faune, des différents régimes alimentaires et du rôle des animaux ; cette partie compte une centaine de pages et elle est presque entièrement consacrée aux Invertébrés, et en particulier aux Arthropodes, qui sont analysés en détail ; une autre partie expose le rôle des Bactéries et des champignons, plus particulièrement dans la hêtraie ; l'aspect énergétique du fonctionnement des écosystèmes de Solling est traité dans la cinquième partie ; puis viennent enfin deux chapitres consacrés l'un au cycle de l'eau dans la forêt et l'autre à sa biogéochimie des principaux éléments de la minéralomasse. Le dernier chapitre est une conclusion qui analyse les résultats obtenus à Solling de divers points de vue. Une bibliographie et des index très complets terminent l'ouvrage.

Ce livre, très bien présenté, illustré abondamment de photos, schémas et graphiques renferme une quantité considérable de données de tous ordres. La forêt de Solling est grâce à ce travail, devenue une forêt de référence. Cet ouvrage sera consulté par tout écologiste qui recherche des renseignements sur les divers aspects de l'écologie forestière en Europe occidentale.

R. DAJOZ

*Annual review of phytopathology*. — Volume 24, année 1986. Un volume relié 530 pages. Prix 34 \$. Annual review Inc. éditeur, Palo Alto, California

Ce volume renferme 23 articles. Les trois premiers sont consacrés à des études biographiques sur trois pionniers de la pathologie végétale : A.H.R. BULLER, W.C. SNYDER et J. WESTERDIJK. Les autres articles traitent de sujets divers de pathologie végétale dont plusieurs peuvent intéresser l'écologiste. En voici les titres : R.D. JACKSON : Remote sensing of biotic and abiotic plant stress ; A.A. BELL & M.H. WHEELER : Biosynthesis and functions of fungal melanins ;

M.J. DAVIS : *Taxonomy of plant-pathogenic Coryneform Bacteria*; P. JATALA : *Biological control of plant-parasitic Nematodes*; I.M. LEE & R.E. DAVIS : *Prospects for in vitro culture of plant-pathogenic*; R.W. GOLDBACH : *Molecular evolution of plant RNA viruses*; F. FONZ & G. BRUNING : *Mechanisms of resistance to plant viruses*; R.C. FOSTER : *The ultrastructure of the rhizoplane and rhizosphere*; J. HUANG : *Ultrastructure of bacterial penetration in plants*; J. EBEL : *Phytoalexin synthesis : biochemical analysis of the induction process*; A. COLLMER & N.T. KEEN : *The role of pectic enzymes in plant pathogenesis*; M.E. DAUB : *Tissue culture and the selection of resistance to pathogens*; H.J. AUST & J. HOYNINGEN & HUENE : *Microclimate in relation to epidemics of powdery mildew*; C. & M.D. GOFFEY : *Systemic fungicides and the control of Oomycetes*; L.C. DAVIDSE : *Benzimidazole fungicides : mechanisms of action and biological impact*; R.W. FULTON : *Practices and precautions in the use of crop protection for plant virus disease control*; H. A.J. HOITINK & P.C. FAHY : *Basis for the control of soilborne plant pathogens with composts*; J. LEONG : *Siderophores : their biochemistry and possible role in the biocontrol of plant pathogens*; R.H. STOVER : *Disease management strategies and the survival of the banana industry*.

R. DAJOZ

R.E. STEBBINGS & F. GRIFFITH. — *Distribution and status of bats in Europe*. Un volume 142 pages, paru en 1986. Prix : 5 £. Publication de l'Institute of terrestrial ecology, Monks Wood Experimental Station, Huntingdon, England. ISBN : 0-904282-94-5.

Cet ouvrage est constitué essentiellement par une série de cartes représentant la répartition géographique des diverses espèces de chauves-souris de la faune européenne. Un texte précise en outre le nom vernaculaire de chaque espèce dans huit langues européennes, les détails de la distribution dans les divers pays européens et dans le monde, les biotopes fréquentés, l'abondance des populations, les diverses causes qui peuvent menacer l'espèce et des mesures conservatoires. La bibliographie comprend 244 titres. On constate que, sur les 31 espèces de la faune européenne, il en existe au moins 10 qui sont en danger pour diverses raisons (dérangements dans les grottes, captures par les collectionneurs, vandalisme, élimination des abris dans les maisons, raréfaction des grands insectes tels que les hannetons ou les géotrupes qui servent de nourriture).

R. DAJOZ

M. RIEUTORT. — *Physiologie animale. 2. — Les grandes fonctions*. Collection «Abrégés». Un volume XIV + 281 pages, paru en 1986. Prix : 119 francs. Masson éditeur, Paris, ISBN : 2-225-80480-X.

Le tome 1 traitait «les cellules dans l'organisme». Celui-ci aborde «les grandes fonctions». Ouvrage très didactique et très à jour qui sera très utile aux étudiants, aux professeurs et aussi à tous ceux qui veulent mettre à jour leurs connaissances. Il s'agit d'une véritable physiologie animale comparée qui intéresse l'ensemble des animaux. Les chapitres traités sont les suivants : 1. Les fonctions de nutrition : une contrainte thermodynamique ; 2. La circulation du milieu intérieur ; 3. Des aliments aux nutriments : les fonctions digestives ; 4. Les échanges gazeux respiratoires ; 5. Régulation du métabolisme énergétique ; 6. Régulation du métabolisme hydrominéral et excrétion azotée ; 7. Éléments de thermophysiology ; 8. Les adaptations de l'organisme à un exercice musculaire ; 9. Éléments de physiologie sensorielle ;

10. Aspects de la protection de l'intégrité des organismes ; 11. Les fonctions de reproduction. Trois annexes représentant les diverses étapes du catabolisme, une liste d'ouvrages conseillés, un index des matières terminant l'ouvrage.

R. DAJOZ

M.M. LITTLER & D.S. LITTLER. — *Handbook of phycological methods. Ecological field methods : macroalgae*. Un volume relié XIII + 617 pages, Cambridge University Press éditeur, Cambridge. Prix : 50 £. Paru en 1986. ISBN : 0-521-24915-5.

Ouvrage collectif formé de 27 articles qui exposent les diverses méthodes utilisées dans l'étude des divers aspects de l'écologie des Algues. Trois grandes parties existent dans ce livre : étude des caractéristiques du milieu ; étude des populations et des communautés ; étude de la production (photosynthèse et respiration) ; étude des interactions avec d'autres organismes. Il s'agit évidemment d'un ouvrage spécialisé, pourvu d'une bibliographie abondante, décrivant diverses techniques avec beaucoup de détails, et qui sera utile aux spécialistes de l'étude des algues.

R. DAJOZ

K.E. LIMBURG, M.A. MORAN, W.H. McDOWELL. — *The Hudson river ecosystem*. — Un volume relié 331 pages, paru en 1986. Prix : 178 DM. Springer éditeur, Berlin. ISBN : 3-540-96220-4.

Le fleuve Hudson qui se termine à New-York dans le nord est des États-Unis est un des écosystèmes aquatiques parmi les plus étudiés du monde. Les caractères physico-chimiques et biotiques du fleuve sont rapidement rappelés dans le second chapitre. Un certain nombre de perturbations écologiques ont touché cet écosystème : construction de nombreuses centrales thermiques de grande puissance, rejets de produits toxiques et en particulier de PCB, construction d'une autoroute empiétant sur le lit du fleuve dans la région de New-York. Les conséquences écologiques de ces phénomènes sont discutées en détail. L'écosystème du fleuve Hudson devient ainsi une véritable référence pour tous ceux, ingénieurs, spécialistes des pêches, écologistes, aménageurs, qui sont concernés par les études d'impact.

R. DAJOZ

J.C. ROLLAND & F. ROLLAND. — *Atlas de biologie végétale. 2. Organisation des plantes à fleurs*. Un volume format 20,5 × 26 cm, 120 pages et 249 figures, paru en 1987. Prix : 127 francs. Masson éditeur, Paris. ISBN : 2-225-80991-7.

Voici la quatrième édition révisée et augmentée d'un ouvrage consacré à la morphologie et à l'anatomie des plantes à fleurs. Les différents sujets traités sont les suivants : 1. Apex racinaire et rhizogénèse ; 2. Différenciation dans la racine ; 3. Point végétatif caulinaire ; 4. Différenciation dans la feuille et la tige ; 5. Tissus primaires ; 6. Zones génératrices et tissus secondaires ; 7. Reproduction sexuée : tendances évolutives ; 8. Mise à fleur ; 9. Étamine et pollen ; 10. Carpelle et ovule ; 11. Embryogénèse et graine ; 12. Fruit ; 13. Diversité et sous-ensemble.

Pour chaque sujet traité on trouve un texte clair et concis rappelant les connaissances de base indispensables ; ce texte est illustré de schémas et accompagné de nombreuses photos

qui sont soit des macrophotos, soit des microphotos ou des photos électroniques. Cette illustration est de tout premier ordre et elle sera utile à tous, étudiants et enseignants. L'enseignement de la morphologie et de l'anatomie des végétaux est grandement facilité par ce genre d'ouvrage. On rappellera qu'il existe, dans la même collection et par les mêmes auteurs, un *Atlas de Biologie cellulaire* et un *Atlas de biologie végétale* consacré aux plantes sans fleurs.

R. DAJOZ

T.G. HALLAM, S.A. LEVIN. — *Mathematical ecology. An introduction*. Collection «Biomathematics», volume 17. Un volume relié, 457 pages, paru en 1986. Springer éditeur, Berlin. Prix : 168 DM. ISBN : 3-540-13631-2.

Ce volume est le reflet d'un cours consacré à l'écologie mathématique qui s'est tenu en 1982 en Italie, le pays de Vito Volterra, un des pères fondateurs de l'écologie mathématique. Le but du livre est de présenter les modèles mathématiques qui peuvent être établis dans les divers domaines de l'écologie : physiologie écologique, écologie des populations, des communautés et des écosystèmes. De là découlent les divers chapitres dont voici les titres :

Physiological and behavioral ecology. 1 : Biological ecology : an introduction to organism response in environment ; 2 : an overview of foraging theory.

Population ecology. — 1 : Population dynamics in a homogeneous environment ; 2 : The formulation of age-structure models ; 3 : Analysis of age-structure models ; 4 : Random walk models of movement and their implications ; 5 : Stochastic population theory : birth and death processes ; 6 : Stochastic population theory : diffusion processes.

Communities and ecosystems. — 1 : Community dynamics in a homogeneous environment ; 2 : Interacting age structure in heterogeneous environments ; 3 : Stochastic community theory : a partially guided tour ; 5 : theoretical basis for modeling element cycling. Applied mathematical ecology. 1 : Bioeconomics and the management of renewable resources ; 2 : Population biology of microparasitic infections.

Les modèles anciens aussi bien que les modèles récents sont présentés et discutés. Voici un ouvrage clair et bien présent qui sera utilement consulté par ceux qui s'intéressent à l'écologie mathématique.

R. DAJOZ

P. OZENDA. — *La cartographie écologique et ses applications*. Un volume 160 pages, Masson éditeur, 1986. Prix : 195 francs. ISBN : 2-225-81019-2.

L'auteur de ce livre a beaucoup œuvré pour le développement de la cartographie de la végétation, particulièrement dans le domaine alpin. Peu à peu cette cartographie de la végétation est devenue une cartographie écologique prenant en compte non seulement les végétaux mais les autres éléments du milieu : la faune (insectes par exemple, avec applications à la démositication), la climatologie, les influences de l'homme (pollutions, etc.).

Cet ouvrage expose les principes de l'établissement des cartes de la végétation, puis de cartes écologiques. Il donne de nombreux exemples concrets abondamment illustrés, et en montre les applications possibles. Ces méthodes de cartographie écologique, qui sont en grande partie nées en France, gagnent peu à peu les autres pays. Cet ouvrage sera certainement lu avec intérêt par beaucoup de biologistes, de géographes, d'autant plus que sa lecture est rendue particulièrement

agréable par le talent de pédagogue de l'auteur.

R. DAJOZ

J.L. KRYSAN & T.A. MILLER (éditeurs). — *Methods for the study of pest Diabrotica*. Un volume relié XX + 260 pages, paru en 1986. Springer éditeur, Berlin. ISBN : 0-387-96210-7.

Les *Diabrotica* (connus sous le nom de rootworms aux États-Unis) sont des Coléoptères Chrysomélides qui comptent parmi les ravageurs les plus importants de cultures telles que le maïs en Amérique du Nord. Pour lutter contre les larves souterraines qui attaquent les racines, de 50 à 60 % des surfaces cultivées en maïs font l'objet de traitements de routine systématiques. Les pertes annuelles additionnées aux coûts des traitements atteignant un milliard de dollars. D'autres espèces de *Diabrotica* attaquent des Cucurbitacées ou des Fabacées cultivées. Cette importance explique l'intérêt porté par les entomologistes à l'étude des *Diabrotica*, et ce livre en réunit les divers aspects. Après une étude morphologique, systématique et biogéographique des 12 espèces et sous-espèces nuisibles, les méthodes d'élevage sont présentées, puis les recherches relatives aux phéromones et kairomones, les résultats des traitements insecticides, et enfin le rôle possible des *Diabrotica* comme vecteurs de maladies à virus pour les végétaux. L'apparition de races résistantes aux insecticides s'est accompagnée de curieux phénomènes écologiques. *Diabrotica virgifera*, ravageur de cucurbitacées, après avoir acquis la résistance aux cyclodienes dans le Nebraska a envahi peu à peu une aire très vaste dans laquelle elle est entrée en compétition avec une autre espèce, *Diabrotica barberi* qu'elle élimine progressivement.

Les auteurs concluent en remarquant que de nouvelles méthodes doivent être mises au point d'une façon urgente pour lutter de façon efficace et économiquement rentable contre les *Diabrotica*.

R. DAJOZ

O. HUTZINGER (éditeur). — *The handbook of environmental chemistry*. Volume 3, part D. *Anthropogenic compounds*. Un volume relié 248 pages, paru en 1986. Prix 188 DM. Springer éditeur, Berlin. ISBN : 3-540-15555-4.

Dans la série «Environmental chemistry» ce volume traite de quelques composés provenant de l'activité humaine : la cellulose, l'amiant, le noir de carbone, la créosote, le phosphore et le molybdène. Pour chaque composé sont traités les aspects suivants : mode de production et usages, propriétés chimiques, nature des rejets dans l'environnement et divers aspects de la toxicité pour le milieu et les organismes. Excellente mise au point établie à partir d'une bibliographie considérable. Cet ouvrage sera utile à tous les toxicologues.

R. DAJOZ

O. HUTZINGER (éditeur). — *The handbook of environmental chemistry*. Volume 4, part A. *Air pollution*. Un volume relié 222 pages, paru en 1986. Prix : 168 DM. Springer éditeur, Berlin. ISBN : 3-540-15041-1.

Dans la même série que le volume précédent, celui-ci traite de la pollution atmosphérique. Après un article général qui passe en revue les divers problèmes que pose la pollution atmosphérique, quatre chapitres sont consacrés aux hydrocarbures halogénés libérés dans l'atmosphère, au smog photochimique (formation, transport et contrôle), à la distribution des polluants atmosphériques et à la modélisation de leurs mécanismes de dispersion, et enfin à l'étude des proces-

sus de précipitation au sol des polluants. Comme pour le volume précédent il s'agit d'une étude très complète fondée sur l'analyse d'une abondante bibliographie.

R. DAJOZ

D.C. ADRIANO. — *Trace elements in the terrestrial environment*. Un volume relié 533 pages paru en 1986. Prix : 228 DM. Springer éditeur, Berlin. ISBN : 3-540-96158-5.

Cet ouvrage de biogéochimie est consacré à divers éléments qui existent à l'état de traces dans la biosphère. Ce sont soit des métalloïdes (arsenic, bore) soit des métaux lourds (cadmium, chrome, cuivre, plomb, manganèse, mercure, molybdène, nickel, sélénium, zinc, etc.). Chaque élément fait l'objet d'une monographie comprenant une étude des propriétés chimiques générales, de la production et des usages, de la présence à l'état naturel, enfin et surtout du comportement et du rôle de ces éléments dans les divers compartiments des écosystèmes (sol, végétaux, animaux, eau, atmosphère). Voici une mise au point très complète, source de documentation très précieuse pour tous ceux qui s'intéressent aux problèmes de biogéochimie et d'écotoxicologie.

R. DAJOZ

P. JACQUARD, G. HEIM, J. ANTONOVICS. — *Genetic differentiation and dispersal in plants*. Un volume relié 452 pages, paru en 1985. Collection «NATO Advanced science institute series», série G : ecological sciences n°5. Prix : 179 DM. Springer éditeur, Berlin. ISBN : 3-540-15977-0.

Cet ouvrage collectif réunit une trentaine de communications qui traitent de la structure génétique des populations végétales en relation avec les conditions de milieu et la dispersion géographique. Les processus qui conduisent à la diversification des espèces ou à la sélection de génotypes sont discutés ; un intérêt particulier est porté aux mécanismes de reproduction et de dispersion et à leur influence sur l'évolution des populations végétales.

R. DAJOZ

A.D. BRADSHAW, D.A. GOODE & E. THORP. — *Ecology and design in landscape*. 24<sup>th</sup> symposium of the British ecological society. Un volume relié X + 463 pages, paru en 1986. Prix : 45 £. Blackwell scientific publications, Oxford. ISBN : 0-632-01408-3.

Depuis une vingtaine d'années les études d'écologie appliquée se sont orientées vers «l'écologie des paysages». Ce volume expose les principes écologiques de base et leur utilisation, puis il donne de nombreux exemples d'applications en particulier lors de la création de nouveaux paysages en milieu urbain ou rural. Voici un livre qui traite d'une discipline encore bien peu connue dans notre pays et qui mérite d'être lu non seulement par les écologistes mais aussi par les architectes et les aménageurs ; les leçons qu'il apporte méritent d'être prises en considération.

R. DAJOZ

D.A. WHARTON. — *A functional biology of Nematodes*. Un volume relié 192 pages, paru en 1986. Prix : 19,95 £. Croom Helm éditeur, London. ISBN : 0-7099-3602-8

Dans une collection intitulée «Functional biology series», ce volume consacré aux Nématodes est le quatrième. La

«biologie fonctionnelle» est l'étude des moyens grâce auxquels un organisme se procure de l'énergie, grandit, se déplace, se reproduit, etc., et la recherche du «pourquoi» de ces adaptations. Les Nématodes arrivent en deuxième position après les Arthropodes en ce qui concerne le nombre d'espèces et le nombre d'individus ils peuplent tous les milieux et conservent malgré cela une morphologie relativement uniforme. Les chapitres traités sont les suivants : organisation fonctionnelle générale (en particulier cuticule et tube digestif), mouvements, reproduction, parasitisme, cycles de développement, écophysiologie (en particulier économie de l'eau et résistance aux températures extrêmes). Sous une forme concise c'est une mise au point intéressante sur un groupe souvent négligé mais important dans le fonctionnement des écosystèmes.

J. BLONDEL. — *Biogéographie évolutive*. Un volume X + 221 pages, paru en 1986. Masson éditeur, Paris. ISBN : 2-225-80801-5.

En 1979 l'auteur a publié dans la «collection d'écologie» un ouvrage intitulé «*Biogéographie et écologie*», dont celui-ci reprend en les modernisant et en les mettant à jour, plusieurs thèmes. La «biogéographie évolutive» est définie comme l'étude, dans le temps et dans l'espace, des diversités biologiques et de leur régulation dans des milieux hétérogènes et changeants. Cette biogéographie évolutive recherche les causes de la diversité des organismes et leurs mécanismes régulateurs ; elle recherche aussi les causes de la répartition des organismes et le rôle des facteurs actuels et passés dans cette répartition. L'auteur s'appuie sur de nombreux cas concrets, beaucoup analysés récemment et ayant parfois bouleversé des conceptions anciennes. Les cinq principales parties de l'ouvrage sont les suivantes : 1. Biogéographie historique ; 2. Écologie des peuplements ; 3. Biogéographie régionale ; 4. Biogéographie insulaire et le syndrome d'insularité ; 5. Les stratégies adaptatives.

Cet ouvrage montre bien à quel point la biogéographie et l'écologie des populations et des peuplements se sont renouvelées récemment. Ce sont surtout des travaux sur les Vertébrés qui sont à l'origine de ce renouvellement. Est-ce parce que ces organismes constituent un matériel plus favorable ou parce que les Invertébrés ont été plus négligés ?

R. DAJOZ

M.E. SOULE (éditeur). — *Conservation Biology. The science of scarcity and diversity*. Un volume relié XIII + 584 pages, paru en 1986. Sinauer associates inc. éditeur, Sunderland, Massachusetts. Prix : 40 ± (relié). ISBN : 0-87893-794-3.

La science de la conservation des espèces rares ou menacées («conservation biology») repose sur diverses lois écologiques et biogéographiques qui sont très bien rappelées dans ce livre. On insiste en particulier sur les mécanismes qui conduisent à l'extinction des espèces et sur le nombre minimum d'individus nécessaires pour qu'une espèce soit viable ; les effets de la fragmentation des biotopes sont aussi rappelés. Les conséquences des interventions humaines sur les écosystèmes, en particulier sur les zones sensibles telles que les forêts tropicales, les grottes, les zones arides, sont analysées avec soin grâce à de nombreux exemples.

Les quatre parties de l'ouvrage sont les suivantes : 1. The fitness and viability of populations ; 2. Patterns of diversity and rarity : their implications for conservation ; 3. The effects of fragmentation ; 4. Community processes ; 5. Sensitive habitats ; Threats and management ; 6. Interacting with the real world.

M.A. ALTIERI. — *L'agroécologie. Bases scientifiques d'une agriculture alternative*. Un volume 237 pages paru en 1986. Préface de René Dumont. Éditions Debard, Paris. ISBN : 2-86733-030-0.

Cet ouvrage traduit de l'américain, est dû à un entomologiste et agronome de l'Université de Californie. C'est une bonne étude qui est à la fois critique des méthodes actuelles de l'agriculture et constructive car elle propose des solutions alternatives qui sont fondées sur des données écologiques bien établies. L'étude des systèmes d'agriculture traditionnelle dans diverses parties du monde est particulièrement instructive. Il en est de même des propositions qui sont faites pour des systèmes de production alternatifs tels que la polyculture ou l'agrosylviculture ; des propositions sont faites également pour le contrôle des insectes nuisibles et des mauvaises herbes sur des bases agroécologiques qui éviteraient le recours aux pesticides. Il paraît bien certain que l'agriculture moderne s'avance vers une voie saine issue et les propositions émises dans ce livre, devraient bien être prises en considération. Une bibliographie abondante faisant référence à des auteurs connus et sérieux complète le livre. Voici un ouvrage qui devrait être médité par tous ceux qui ont une responsabilité quelconque en agriculture.

R. DAJOZ

Jean-Roger MERCIER. — *«Un Adieu aux Arbres»*, 1968, 165 p., éd. Syros, prix : 49 F.

Voici un ouvrage tout à fait d'actualité. L'auteur, Ingénieur ENGREF et expert en planification énergétique auprès des organismes internationaux : CEE, FAO, OMS, ..., a effectué une analyse fort documentée, appuyée sur de nombreuses données chiffrées, de la situation actuelle de l'arbre.

Au cours de l'introduction intitulée à juste titre «le vague de l'arbre», l'auteur s'interroge sur l'avenir des forêts et s'associe à ceux qui osent tirer la sonnette d'alarme.

Dans le premier chapitre, il expose la situation, en rappelant chiffres à l'appui, les agressions dont sont victimes les arbres : pollution atmosphérique, infrastructures, urbanisation, maladies physiologiques. Et pourtant, le patrimoine «arbre», dont nous ne prenons pas soin, nous rend des services irremplaçables (oxygène, lutte contre l'érosion, microclimat, ..., production marchande, ...) que l'auteur décrit dans la seconde partie de l'ouvrage.

Dans le chapitre suivant, J.R. MERCIER présente les actions menées, à l'échelle nationale et internationale, pour tenter d'enrayer cette dégradation (scientifiques, ... CEE.).

Il formule, dans le dernier chapitre, des propositions pour une meilleure gestion forestière par des choix multicritères, conseille les propriétaires pour mieux valoriser leurs plantations...

D'un style plaisant, ce livre est destiné à toucher un éventail de lecteurs le plus large possible. J.R. MERCIER n'a pas voulu prendre un ton trop grave pour traiter ce sujet important. Les touches d'humour qui ponctuent cet ouvrage veulent nous laisser un arrière-goût d'optimisme malgré l'ampleur du désastre écologique que nous pouvons constater lors d'une promenade dans nos forêts vosgiennes

Gisèle-Edmée RICOUD

J.R. KREBS. — *An introduction to behavioural ecology*. Un volume broché VIII + 388 pages, paru en 1987. Seconde édition. Blackwell Scientific Publications, Oxford, et Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts. Prix : 12,80 £. ISBN : 0-87893-428-6.

Il s'agit de la deuxième édition d'un ouvrage paru pour la première fois en 1981. L'idée directrice est de montrer comment le comportement des animaux joue un rôle dans la sélection naturelle et augmente les chances de survie de l'espèce. Des exemples nombreux empruntés à tous les groupes zoologiques permettent d'établir des hypothèses et de les tester expérimentalement. Tous les aspects du comportement sont passés en revue. C'est un excellent livre sur le comportement et son rôle en écologie.

R. DAJOZ

N.J. FOKKEMA et J. VAN DEN NEUVEL. — *Microbiology of the phyllosphere*. Un volume relié, 392 pages, paru en 1986. Prix 30 livres. Cambridge University Press. ISBN : 0-521-32344-4.

La surface des feuilles des végétaux représente un milieu très particulier connu sous le nom de phyllosphère et qui a attiré l'attention des biologistes, en particulier parce qu'il héberge de nombreuses espèces de bactéries et de champignons dont le rôle demande à être élucidé. Ce volume est le résultat d'un colloque sur la microbiologie de la phyllosphère qui s'est tenu en 1985. Il comprend cinq parties. 1. Nouvelles techniques d'étude. 2. Écologie des champignons épihytes. 3. Taxonomie et biologie des champignons endophytes non pathogènes, un groupe d'organismes récemment découverts qui vivent en symbiose avec la plante et qui ont sur elle un effet bénéfique. 4. Organismes procaryotes saprophytes et pathogènes pour la plante. 5. Lutte biologique contre les organismes pathogènes de la phyllosphère et en particulier contre les bactéries qui sont responsables du gel des végétaux.

Ce bref aperçu montre tout l'intérêt de ce livre qui sera utile à des biologistes de spécialités très diverses.

R. DAJOZ

Y. TARDY. — *Le cycle de l'eau*. Un volume, 338 pages, paru en 1986. Masson éditeur, Paris. ISBN : 2-225-80879-1.

Cet ouvrage consacré au cycle de l'eau comprend deux parties. La première traite le sujet de façon classique en exposant les mécanismes et bilans des échanges thermiques à la surface de la terre, puis en analysant les mécanismes de l'évaporation et de déficit d'écoulement, puis enfin le bilan hydrique. La deuxième partie est plus originale. Elle est consacrée à l'hydrodynamique globale et à la géochimie globale. Elle traite du cycle global de l'eau, de la diversité des climats, des paléoclimats et des cycles climatiques. Cette deuxième partie est destinée à mieux faire comprendre les fluctuations climatiques actuelles et passées. Elle s'appuie sur des travaux récents et en particulier sur le modèle appelé BLAG du nom de ses auteurs Berner, Lasaga et Garrels. Ce modèle tente de montrer les liens qui existent entre les facteurs qui affectent les cycles géochimiques des carbonates et silicates de calcium et de magnésium et ceux qui affectent la teneur en CO<sub>2</sub> de l'atmosphère. Fondé sur des travaux récents et encore peu connus des non spécialistes ce livre offre

une intéressante vision globale du cycle de l'eau et des variations climatiques au cours du temps.

R. DAJOZ

**Annual review of ecology and systematics.** — Volume 17, année 1986. Un volume 714 pages. Prix : 34 \$. Annual reviews Inc., Palo Alto, California. ISBN : 0-8243-1417-4.

Les écosystèmes tropicaux, les plus riches et les plus complexes de la terre, sont encore bien mal connus et beaucoup sont sérieusement perturbés par l'activité humaine. Dans ce volume de *Annual review* la plus grande partie des articles est consacrée à ces écosystèmes tropicaux. On peut y distinguer les trois parties suivantes :

Organisation et fonctionnement des écosystèmes. — VI-TOUSEK et SANFORD : Nutrient cycling in moist tropical forests ; FWEEL : Designing agricultural ecosystems for the humid tropics ; MURPHY et LUGO : Ecology of tropical dry forests ; McNAUGHTON et GEORGIADIS : Ecology of African grazing and browsing mammals ; FOWLER : The role of competition in plant communities in arid and semi-arid regions ; STENECK : The ecology of Coralline algal crusts ; convergent patterns and adaptive strategies ; SMYTHE : Competition and resource partitioning in the guild of neotropical terrestrial frugivorous mammals.

Ecologie des populations. — DIAMOND : Biology of birds of paradise and bowerbirds ; TERBORGH et JANSON : The socioecology of Primates groups ; YUILL : Ecology of tropical arthropod-borne viruses.

Enfin JEANZEN présente un exposé synthétique sur : the future of tropical ecology.

Les autres articles non consacrés à l'écologie des régions tropicales, traitent de sujets très divers. Certains sont consacrés à la «biologie évolutive» et traitent à la fois de systématique, d'écologie et de l'évolution. Ce sont les suivants : KRIEBER et ROSE : Molecular aspects of the species barrier ; SORESEN : Seed dispersal by adhesion ; GILLESPIE : Rates of molecular evolution ; HEDRICK : Genetic polymorphism in heterogeneous environments : a decade later ; SCHLICHTING : The evolution of phenotypic plasticity in plants ; SEARCY et ANDERSSON : Sexual selection and the evolution of song ; PALMET et STROBECK : Fluctuating asymmetry : measurement, analysis, patterns ; ELDRIDGE : information, economics and evolution ; JANZEN : Chihuahuan desert nopaleras ; defaunated big Mammals vegetation.

D'autres articles traitent de l'écologie des communautés. PRICE *et al.* : Parasite mediation in ecological interactions ; MUELLER-DOMBOIS : Perspectives for an etiology of stand-level dieback ; REAL et CARACO : Risk and foraging in stochastic environments ; WEBSTER et BENFIELD : Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems.

Un article traite d'écophysiologie. TURNER et LAMBERT : Nutrition and nutritional relationships of *Pinus radiata* ; un autre article est consacré à la taxonomie. SOKAL : Phenetics taxonomy, theory and methods

R. DAJOZ

J. WAAGE, D. GREATHEAD (éditeurs). — *Insect parasitoids*. 13th symposium of the Royal entomological society of London. Un volume relié XVIII + 389 pages, paru en 1986. Prix : 36 livres. Academic Press éditeur, London. ISBN : 0-12-728900-3.

Les insectes parasitoïdes représentent peut-être 90 pour cent des espèces connues d'insectes et un tiers de la totalité des espèces animales. Leur importance est grande et leur étude écologique justifiait largement l'organisation d'un symposium.

Après un chapitre d'introduction qui montre l'importance de la taxonomie (encore bien rudimentaire pour beaucoup de groupes et de faunes régionales) dans la compréhension de l'évolution et de la biologie de ces insectes, les divers aspects de leur biologie et de leur écologie sont passés en revue. Citons en particulier la recherche de l'espèce hôte, les interactions entre le parasitoïde et son hôte, le rôle des parasitoïdes dans la régulation des populations, la structure et l'évolution des communautés de parasitoïdes, les effets des parasitoïdes sur les communautés d'insectes phytophages, l'emploi en lutte biologique des parasitoïdes.

Ce volume montre bien les grands progrès qui ont été réalisés dans l'étude de ces insectes et il sera lu non seulement par les entomologistes mais aussi par les écologistes, en particulier par ceux qui s'intéressent à l'étude des populations et à leur régulation. On remarquera que ce sont les Hyménoptères qui se taillent la part la plus grande dans ce livre. Si les autres parasitoïdes (et en particulier les Diptères) sont moins mentionnés c'est sans doute parce qu'ils sont moins bien connus.

R. DAJOZ

J. KIKKAWA et D.J. ANDERSON (éditeurs). — *Community ecology. Patterns and process*. Un volume broché XI + 432 pages, paru en 1986. Prix : 19,80 \$. Blackwell Scientific Publications, Oxford. ISBN : 0-867-93272-4.

Les deux coéditeurs de ce livre constatent que depuis un quart de siècle des progrès considérables ont été réalisés en écologie des communautés. Les moyens techniques d'étude se sont perfectionnés et diversifiés et de nouveaux concepts se sont forgés. Le but de ce livre est de faire un examen critique de ces faits et de ces concepts nouveaux. Les auteurs paraissent y être parvenus et ils présentent un panorama bien à jour des concepts modernes sur l'écologie des communautés et des discussions qui en sont issues. La troisième partie (community organization) et la quatrième partie (ecological processes) nous semblent les plus intéressantes. Le sommaire du livre donnera une idée plus précise de son contenu :

Part 1 : Introduction. Development of concepts.

Part 2 : Limits of communities. Chaos or order-organization. Biotope structure and patterning. Complexity, diversity and stability.

Part 3 : Community organization. Guilds and their utility in ecology. Resource partitioning. Trophic relations of decomposers.

Part 4 : Ecological processes. The organization of herbivores communities. Communities of parasites. Prey-predator interactions. The analysis of competition by field experiments. Ecological succession.

Part 5 : Evolutionary processes. Arms races and covenants : the evolution of parasites communities. Evolution in communities. Living with rain forest : the human dimension.

R. DAJOZ

V. BERDOULAY, M. PHIPPS, éds. — *Paysage et système*. Un volume, 196 pages, paru en janvier 1986. Prix : 16,95 U.S. \$. Éditions de l'Université d'Ottawa.

Cette publication est, pour l'essentiel, le recueil de communications présentées à un colloque international tenu à l'Université d'Ottawa sur le thème du paysage, en 1982.

Les deux organisateurs de cette rencontre tirent, à la fin de l'ouvrage, les lignes de force qui s'en dégagent et vers lesquelles leur paraissent converger les positions exprimées par ces communications : elles sont au nombre d'une demi-douzaine. Le paysage se caractérise par le poids que prend l'espace, en ce concept. Sa meilleure approche est de nature holistique, appliquée à son organisation. Celle-ci explique l'intérêt porté à la forme, à la structure morphologique. Entre les divers niveaux de la relation au paysage se situent des «espaces transactionnels» entre abiotique et biotique, entre systèmes écologiques et systèmes perceptuels. Dans les essais de conceptualisation du paysage, l'information prend une place de choix. Dans une optique de type sémiologique, l'examineur tient, évidemment, un rôle très important mais qui, pour l'essentiel reste à préciser.

Comme observateur extérieur, j'ajouterai qu'à la lecture de cet ouvrage me paraissent personnellement se dégager trois prises de position fondamentales. L'une est dans le refus de la dichotomie entre système naturel et paysage perçu : on cherche, entre eux, des «ponts épistémologiques». La deuxième est dans un renversement d'attitude par rapport à une bonne part de l'écosystémique traditionnelle : ce sont les faits de structuration spatiale qui focalisent l'intérêt, et non pas les processus. Un même changement d'optique se retrouve dans la troisième, qui démarque conceptualisations et méthodologies du paysage à la fois de celle de l'écosystème et de celles du géosystème : les approches reposant sur la thermodynamique sont remplacées par d'autres qui font appel à la théorie de l'information.

Le sous-titre «de l'organisation écologique à l'organisation visuelle» souligne excellentement l'esprit de l'entreprise : s'attacher à déceler structures et organisations, rechercher comment, dans et par le paysage, on passe de celles qui sont centrées sur la Nature à celles qui sont centrées sur l'Homme.

A vrai dire, hormis la communication de J. TRICART, fort préoccupée de dynamique fluviale, et dans une certaine mesure, celle de A.D. ARMAND sous laquelle transparait le sens du géosystème de la Science du Paysage soviétique, la prise en considération de la Nature est seulement d'ordre écologique. Cela est conforme au sous-titre, mais cela n'épuise pas tous les composants de ce que l'article de J.C. WIEBER appelle le «système producteur». Sauf en faisant d'un abus de langage, on ne peut, en stricte écologie, rendre compte de systèmes purement physiques qui ont pourtant un poids évident en matière de paysage.

De manière comparable, à l'autre pôle, même si certaines évocations vont très loin du côté du subjectif et de l'émotionnel (celle de la phénoménologie et de l'existentialisme des études d'inspiration littéraire, dans l'article de V. BERDOULAY ; celle de l'imaginaire du peintre vénitien Canaletto, dans celui de O. SOUBEYRAN ; ou celle de la littérature touristique et du réalisme selon Delacroix, dans celui de J.C. WIEBER), c'est en général l'Homme individu qui est pris en compte et non point la société, l'aire ou la période culturelle — les allusions à des archétypes, à des vécus suffisent seulement à signaler que tout ce pan de la relation au paysage n'est pas ignoré, mais il n'est pas abordé.

Outre les présentations qui introduisent à chacun des grands ensembles réflexifs dont était fait le colloque, la publication produit treize communications : sept d'entre elles sont d'orientation strictement, ou à dominante, écologique ; qua-

tre, de préoccupations plutôt perceptuelles ; deux s'insèrent entre ces deux groupes, consacrés à des aspects techniques plutôt que conceptuels ou méthodologiques.

Dans le groupe des communications de sensibilité écologique, celles de J.P. DUCRUC, de C. ANSSEAU, de Y. BERGERON et al. abordent la structure du paysage, considéré comme système écologique, par la définition de certains types d'unités paysagiques : inventaire de potentialités — relativement proche des démarches du CSIRO australien, dans la première ; typologie partageant le caractère d'abstraction de la phytosociologie, dans la deuxième ; analyses de rapports sol-végétation par traitements multivariés, dans la troisième.

Les quatre communications suivantes mettent davantage l'accent sur la recherche de l'organisation qui régit les composantes écologiques du paysage. A ce titre, M. PHIPPS pose trois principes que l'on retrouvera ci et là dans le reste de l'ouvrage : le paysage écologique est espace, espace transactionnel, c'est-à-dire canal d'information ; à côté de cette réflexion conceptuelle, au niveau méthodologique il réclame pour l'étude du champ spatial son découpage en petites unités arbitraires, et non pas naturelles, pensant que cette technique — déjà présente dans sa thèse en 1969 — permet de mieux découvrir les faits d'organisation du paysage. L'article de A.D. ARMAND, comme l'essentiel de sa production antérieure dans le cadre de la Science du Paysage en URSS, aborde les modalités de l'organisation et de l'évolution du système paysage avec les moyens de la théorie de l'information, insistant particulièrement sur la notion d'auto-organisation qui représente l'émergence d'une nouvelle information, sous l'effet de l'agression des «bruits» de l'environnement — ce qui, au total, est assez proche de la notion de sélection, en biologie.

La communication de J. BAUDRY et F. BUREL oppose, d'emblée, comme différence entre écosystème et paysage, l'homogénéité du premier à l'hétérogénéité du second ; la recherche paysagère — appliquée ici à l'exemple du bocage — consiste en la mesure et le suivi de cette hétérogénéité, dans l'espace et dans le temps ; l'analyse reposant étroitement sur l'utilisation des notions d'échanges d'information et d'auto-organisation. J.P. CANCELA de FONSECA et A. DRACH reprennent, dans leur contribution, une optique comparable : soucis de la dimension spatiale et de la dimension temporelle ; écosystème davantage homogène, paysage davantage hétérogène ; ils y ajoutent la précision que l'importance va aux relations fonctionnelles, dans l'écosystème, aux relations spatiales, dans le paysage. Le souci de la dynamique est sous-jacent ; la finalité prévisionnelle, évidente ; quels seuils ne pas dépasser et, s'ils sont dépassés, qu'enseigne le changement de distribution spatiale entre les éléments sur le nouveau système paysagique qu'il produit ?

Malgré quelque réflexion, dans l'un et d'autre des deux articles suivants, sur diverses manières de concevoir le paysage, leur particularité est de se placer d'un point de vue technique : précisément centré sur l'apport de l'outil satellitaire. Celui de J. TRICART se signale surtout par son souci du concret et de la saisie des flux qui structurent paysage et écosystème. Celui de M. ANTPOFS, qui se réfère à la Gestalttheorie pour une approche plus holistique, ajoute l'évocation de procédures de terrain, liées aux champs de vision, à l'analyse télé-détectionnelle.

Au pôle anthropocentrique où s'organise le visible, trois communications abordent les confins de la perception, la quatrième, le point de vue de l'aménageur. Celle de V. BERDOULAY explore le concept de paysage, ainsi que les approches qui en sont possibles (par les signes, le vécu, le nommé ou l'évalué) : la préférence allant à l'approche sémiotique — à condition de l'exorciser des contaminations par le modèle de la communication. Ce paysage est considéré comme le lieu de corrélations multiples entre organisations

écologiques est systèmes de signification : deux niveaux différents mais l'un à l'autre liés, deux «niveaux de réalité signifiante». A ce titre, l'analyse devra porter sur les unités ainsi que sur les relations signifiantes, et les meilleurs outils sont à chercher dans la théorie de l'information. Chez O. SOUBEYRAN, le problème est celui de l'émergence du sens dans le paysage : pour y répondre, lui aussi, compte sur la théorie de l'information. Où réside le lieu de cette émergence ? Dans le paysage, ou dans l'observateur ? Dans l'un et l'autre, pense-t-il, chaque niveau possédant sa propre logique : la question est de chercher les corrélations qu'il peut y avoir entre les deux, dans cette «interface» qui est l'équivalent, de l'«espace transactionnel». Les débats de la réflexion théorique sont moins sensibles dans l'article de J.C. WIEBER, il exprime cependant, lui aussi, les résultats d'une recherche de conceptualisation, celle-ci a abouti, entre autres, à la production d'un modèle systémique avec lequel l'auteur et ses coéquipiers d'une ERA du CNRS travaillent depuis une décennie. L'originalité de ce travail — et de cet article — est dans l'intérêt porté au «paysage visible», ce niveau intermédiaire des images produites par le «système producteur» et données à avoir à l'homme participant du «système utilisateur» : images objectivées, contenant tous les signifiants possibles. La série des communications se clôt avec le problème que posent A. RAMOS et S. GONZALES ALONZO de l'utilisation optimale des enseignements apportés par la connaissance des systèmes paysagiques, de leur stabilité et de leurs réactions, en aménagement, sans en négliger les «valeurs quantitatives».

Au total, cet ouvrage est fait de la confrontation de démarches très prometteuses, marquées par un commun désir d'objectivation et de formalisation, mais aussi par un certain espoir de pouvoir ne pas dissocier ce qui est de l'objectivité et de ce qui est de la subjectivité ; cette confrontation est, par ailleurs, assortie d'une ample moisson de références bibliographiques.

Une seule réserve : l'expression se présente parfois comme un langage d'initiés. Cela nous paraît regrettable, dans la mesure où un tel langage a peut-être sa raison d'être dans une société soucieuse de protéger ses secrets, sûrement pas dans une recherche scientifique dont la justification est de rendre intelligible l'objet de son étude, ni dans l'effort remarquable

que ces pages représentent pour une meilleure compréhension de ce paysage qui demeure la chose de tout le monde.

G. ROUGERIE

**FÉDÉRATION DES SOCIÉTÉS DE PROTECTION DE LA NATURE.** — Agriculture et Environnement. Un volume de 320 p., paru en 1986. Prix : 130 F. Syros Editeur.

Pour la première fois, la Fédération Française des Sociétés de Protection de la Nature publie un important volume sur sa politique, et elle a choisi le thème de ses relations avec l'agriculture.

Cet ouvrage collectif est l'expression d'un réseau de travail, monté par Germaine RICOU, et il répond à l'attente des responsables de l'agriculture qui s'interrogent actuellement, au moment où la C.E.E. et le Parlement européen essaient d'associer les agriculteurs à une politique d'entretien du territoire plus écologique.

C'est pourquoi le livre comprend cinq grandes parties. Il part de l'espace rural et de son devenir, pour s'intéresser aux dépenses des agriculteurs, à leur formation et à leur information. Contre l'uniformisation voulue par la P.A.C. (Politique Agricole Commune), qui met sur le même plan l'agriculture en Angleterre et celle des zones arides de l'Espagne, il préconise une diversification des productions régionales liée à une politique de pays. Mais, dans cette optique, le besoin de la conservation du patrimoine biologique façonné par les agriculteurs et les éleveurs se fait sentir ; maintenir les races et les variétés est une obligation.

Au travers des chapitres, on trouvera en outre beaucoup d'informations sur les aménagements (remembrements, hydraulique), la production d'énergie, d'utilisation des pesticides, le spectacle des déchets et les comptes de l'agriculture.

Ce livre est à lire par tous les écologues conscients de l'importance de l'agriculture pour le fonctionnement des écosystèmes de notre territoire.

## VIE DE LA SOCIÉTÉ SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

- Compte-rendu de la réunion du Conseil du 21 novembre 1986.
- C. GRENOT : A propos de la participation française au quatrième Congrès international d'écologie à l'Université de Syracuse (U.S.A.) du 10 au 16 août 1986.
- Groupe d'écologie du Sol : Compte-rendu du Colloque de Paimpont et Informations diverses
- P. LOSSAINT : La Société Allemande d'écologie.
- Annonces de Colloques.

### COMPTE-RENDU DE LA RÉUNION DU CONSEIL DU 21 NOVEMBRE 1986

**Membres présents :** MM. BARBAULT, BELLAN, BLANDIN, DAJOZ, EUZET, GILOT, GRENOT, GUYÉFANT, Mme JEANSON, MM. LAMOTTE, LOSSAINT, MASSOUD, PERTUISOT, PESSON, RIOUX, TESTARD.

**Membres excusés :** MM. CARBIENER, de BEAUFORT, DELPECH, Mme GIRARD, M. TOUFFET.

Le Président ouvre la séance en remerciant vivement les participants de leur présence, puis donne la parole au Secrétaire Général qui présente les excuses d'un certain nombre de membres retenus ailleurs par leurs obligations.

Le conseil étudie ensuite les propositions de la Commission du Prix Sauvage. Après discussion, il propose à l'unanimité d'attribuer le Prix Sauvage 1986 au Professeur François RAMADE.

Après avoir entendu le rapport de M. EUZET, le Conseil, à l'unanimité, propose d'attribuer le Prix de la Société 1986 à M. Patrick SILAN, jeune et brillant chercheur en écologie parasitaire.

Il est regretté qu'aucun autre candidat n'ait été présenté par les membres du Conseil.

La prochaine Assemblée Générale est fixée au vendredi 30 janvier 1987. A cette occasion, la Société invitera des conférenciers à parler sur le thème «Qu'est-ce que l'écologie du Paysage ?». En outre, la matinée du samedi 31 janvier 1987, sera consacrée à une ou deux conférences sur le thème «Progress récents en écotoxicologie». Le Secrétaire Général et certains membres prendront les contacts nécessaires.

En l'absence du Trésorier, le Trésorier Adjoint fait état de la situation financière, assez satisfaisante, bien que le nombre d'abonnés ne permette pas encore de couvrir totalement les frais du Bulletin. Le Secrétaire Général explique le déroulement de la relance faite avec la diffusion auprès d'environ 2 000 personnes d'un petit dépliant de présentation de la Société. Un léger flux de réponses a été enregistré, auquel il faut ajouter les adhésions liées à la création du groupe d'écologie du Sol. Par ailleurs, une publication va être faite dans le Bulletin de l'Association des Professeurs de Biologie-Géologie, en vue de susciter des adhésions à la Société. Cette action est réalisée par notre collègue Patrick GIRAUDOUX, Professeur de Sciences Naturelles et membre de la Société.

Le Secrétaire Général dresse ensuite le bilan du Bulletin. Le fascicule 4 du tome 17 (1986) est à la composition. Les articles pour le fascicule 1 du tome 18 (1987) sont prêts. Le fascicule 2 sera consacré aux Actes du Colloque de Marseille. La matière du fascicule 3 est déjà en partie réunie.

M. BELLAN présente le bilan du Colloque de Marseille, qui se révèle avoir déjà des retombées très positives quant aux collaborations possibles avec nos collègues italiens, la Société d'écologie sera invitée à une journée commune au cours du prochain congrès de la S.I.T.E. (octobre 1987 vraisemblablement). Un thème d'intérêt commun sera prochainement choisi. M. BELLAN reprend ses démarches auprès du Conseil Régional PACA pour obtenir une subvention pour la publication des Actes du Colloque. Le Conseil félicite vivement M. BELLAN pour le travail qu'il a accompli et le succès de cette rencontre franco-italienne.

M. LOSSAINT rend compte du Colloque de Paimpont, qui a permis de réunir un grand nombre de collègues du groupe d'écologie du Sol. Ce colloque, organisé par MM. TREHEN, LAVELLE et LEPAGE a été également un succès. Une prochaine réunion est envisagée dans deux ans. Le Conseil félicite aussi M. LOSSAINT, promoteur du groupe d'écologie du Sol, et les organisateurs du Colloque de Paimpont.

Le Secrétaire Général fait ensuite le point des projets de colloques. La Société collabore au Colloque de l'Association Française des Ingénieurs Ecologues (Bordeaux 14-16 mai 1987), sur le thème «La gestion des systèmes écologiques : des progrès de la recherche au développement des techniques». De nombreuses propositions de communications ont déjà été reçues. Une commission mixte A.F.I.E. — Société d'écologie choisira celles qui pourront être faites sous forme d'exposés longs ; les autres seront présentées comme posters, mais des textes consistance seront publiés dans les Actes.

Le 5e Colloque de la Société Européenne d'écologie sera organisé par l'Italie en 1989. La Société d'écologie enverra un représentant au Conseil de la S.E.E., qui réclame notre participation. Le Conseil de la Société donne son accord pour qu'une aide financière soit fournie au Président ou son représentant pour faciliter cette participation.

Notre projet de Colloque Francophone est reporté à 1990 pour ne pas interférer avec le Colloque S.E.E. M. PERTUISOT continue de prendre les contacts pour son organisation éventuelle à Nantes. Le Secrétaire Général va prendre contact à partir de janvier 1987 avec le Secrétariat d'Etat à la Francophonie.

Dans le cadre des «Questions diverses», le Secrétaire Général fait état de quelques courriers reçus en particulier d'une demande de diffusion d'une publicité auprès des Membres de la Société : le Conseil décide que cette diffusion ne pourra être faite gracieusement.

# Écologie du paysage

## Journée du 30 janvier 1987

Une information qui nous avait été présentée avec beaucoup trop de certitude nous avait conduit à annoncer la projection d'un film de M. DEFFONTAINES, du Département Systèmes Agraires et Développement de l'I.N.R.A.

Nous prions M. DEFFONTAINES et les participants à cette journée de bien vouloir nous en excuser.



Le vidéofilm de M. DEFFONTAINES :  
**PAYS, PAYSANS, PAYSAGES**

ou  
**LE VOYAGE DE QUENTIN BUTLER**

est visible depuis le 15 février 1987 à la Cité des Sciences et d'Industrie (La Villette).

Le Secrétariat Général

### A PROPOS DE LA PARTICIPATION FRANÇAISE AU QUATRIÈME CONGRÈS INTERNATIONAL D'ÉCOLOGIE À L'UNIVERSITÉ DE SYRACUSE, N.Y. (U.S.A.) DU 10 AU 16 AOÛT 1986

Avec plus de 2.000 participants de 48 pays, des jeunes en majorité, ce Congrès reflète parfaitement l'extraordinaire diversité de l'écologie. En effet, 119 sessions différentes et 7 conférences en session plénière figuraient au programme.

Il rend compte notamment de l'effort de théorisation et de globalisation réalisé dans plusieurs domaines comme en témoignent, avec les symposiums d'ouverture «Reductionism and Holism in Ecology» et la conférence plénière de fermeture «Connections in Ecology», plusieurs autres symposiums, tels que «Investigating connectedness among global sub-systems», «Integrative Paradigms in Applied Ecology for the 1990's», «Ecosystem Management and Remote Sensing». En outre, deux thèmes d'intérêt général ressortent de ce Congrès : les bases écologiques de la production agricole et celles du paysage.

Les écologues français ont participé de manière très active à ce congrès sous la conduite de F. BOURLIÈRE, Président de l'INTECOL, participation beaucoup plus élevée que celle du précédent Congrès de Jérusalem en 1978, quasi inexistante. Parmi nos représentants, 6 appartenaient au CNRS, 3 à l'Université, 2 à l'INRA, 1 à l'EPHE, 1 à l'ORSTOM et 2 se trouvaient être sous contrat.

Deux conférences plénières ont été présentées :

- «L'Écologie tropicale : ses origines, ses problèmes et ses contraintes» (F. BOURLIÈRE).
- «De la Biogéographie à la théorie du profil démographique, une approche multithématique» (J. BLONDEL).

Trois symposiums ont également été organisés par des Français :

- «Écophysiologie dans les milieux arides» (C. GRENOT).
- «Les Vertébrés dans un système tropical complexe» (M.L. HARMELIN-VIVIEN).
- «Rôle du feu dans les systèmes écologiques» (L. TRAUBAUD).

Quatorze communications dont sept faisaient partie intégrante des trois symposiums précédents et six posters ont été présentés. Parmi les autres interventions, deux traitaient directement de l'écologie du paysage et deux autres s'y rattachaient.

L'écologie du paysage, au cours de ce congrès, s'est révélée comme étant un domaine de pointe tant par ses implications théoriques qu'appliquées. Elle a fait l'objet de l'une des sept conférences en session plénière, d'un symposium «L'écologie du paysage» (Landscape Ecology), d'une session générale «Cycle des nutriments et Éco-

logie du paysage» et de deux posters. L'écologie du paysage est un des quatre thèmes retenus pour être développés lors de la séance de conclusion. L'U.I.C.N. souhaite mettre en place des groupes de travail sur la question des paysages menacés, et a notamment demandé à H. DECAMPS de mettre en place un groupe de travail sur les paysages fluviaux.

Dans les activités évoquées par l'ALE (International Association for Landscape Ecology), des progrès rapides devraient pouvoir être réalisés dans ce domaine. Un groupe nord-américain de cette association organise son deuxième symposium annuel en mars 1987 à Charlottesville, VA sur le thème «Influence du type d'utilisation des terres sur le fonctionnement du paysage : «Théorie écologique et implications pour l'aménagement». De plus, cette association tiendra son deuxième séminaire international à Munster (Allemagne Fédérale) les 19-24 juillet 1987 sur le thème «Connectivité en Écologie du paysage».

Si l'écologie du paysage est bien développée dans un grand nombre de pays, notamment les U.S.A., l'Australie et en Europe de l'Est, elle semble rencontrer en France quelques difficultés pour se développer pleinement.

La présence de cet aspect de l'écologie est cependant effective dans certains laboratoires notamment à Rennes (espace rural de Bretagne), à Montpellier (aire méditerranéenne), à Toulouse (vallées fluviales et zones tropicales), elle semblerait être appliquée à présent dans d'autres centres de recherche en particulier ceux de l'INRA, à ma connaissance : le centre de St. Laurent de la Prée (Écodéveloppement du marais de l'Ouest), le centre de Montfavet (Écodéveloppement du pâturage des milieux naturels), le laboratoire de la Faune sauvage à Jouy-en-Josas (Fluctuations des populations de rongeurs dévastateurs en liaison avec la prédation et la structure des paysages).

Insistons sur le fait que le programme de recherche de l'E.G.P.N. (Écologie et Gestion du Patrimoine Naturel, 1985-1989) «Connaître pour mieux gérer» met l'accent sur la connaissance des systèmes écologiques complexes et plus particulièrement sur leur fonctionnement. Des efforts sont actuellement faits par le Comité E.G.P.N. pour diffuser les résultats obtenus.

Les organisateurs de ce congrès international ont fait un réel effort pour la participation des jeunes Chercheurs en réduisant les frais d'inscription, ce qui se pratique peu en France.

L'enquête que j'ai menée auprès des participants français révèle qu'un certain nombre de jeunes chercheurs ont activement participé mais bien souvent à leurs frais : aucun financement du C.N.R.S. malgré la présentation d'un dossier complet fourni en temps utile sur

les instances même du C.N.R.S. «Engagez-vous...». C'est inadmissible ! Ce problème de financement doit être résolu pour les congrès à venir...

Par le nombre et la diversité des contacts qu'il a provoqués, ce congrès s'avère positif et nous permet de constater que bien des domaines de l'écologie paraissent traités au même niveau de qualité tant à l'étranger qu'en France.

Le prochain Congrès doit avoir lieu en 1990 au Japon. Espérons que l'Écologie Française sera encore mieux représentée !

C. GRENOT

## GROUPE ÉCOLOGIE DU SOL

Conformément aux décisions du Conseil de la Société nous poursuivons la parution de cette rubrique destinée à informer nos adhérents de la vie du groupe. Nous invitons ces derniers à nous faire parvenir les informations qu'ils souhaitent voir diffusées : projets de colloques, soutenances et résumés de thèses, titres ou analyses d'ouvrages.

P. LOSSAINT\*\*  
Coordinateur

**I. Colloque «FONCTIONNEMENT DU SOL ET SYSTÈMES INTERACTIFS»** organisé par P. LAVELLE\*, M. LEPAGE\* et P. TREHEN\*\* à la Station Biologique de Paimpont (Université de Rennes) du 3 au 6/11/1986

### L'Écologie du Sol

La mise en valeur et la gestion des sols posent à l'heure actuelle une série de problèmes que des programmes de recherche nationaux et internationaux tentent de résoudre. Ce sont par exemple :

- la pollution des nappes et des eaux courantes par les nitrates relâchés par les agrosystèmes (cf. programme «Azote», ministère de l'Environnement) ;

- la pollution par les métaux lourds et les résidus de pesticides (programme «Utilisation des boues des stations d'épuration», ministère de l'Environnement ; programme «Qualité de l'Environnement», CEE) ;

- la baisse des teneurs en matière organique des sols cultivés et la dégradation de la structure (ATP «Matière Organique dans les Sols», PIREN-INRA-Ministère de l'Environnement) ;

- le maintien de la fertilité des sols tropicaux dans des systèmes de culture à faibles intrants (programme «Tropical Soil Biology and Fertility» ; IUBS/MAB-UNESCO).

Des projets de recherche sont développés en ce sens par l'INRA, l'ORSTOM, le CIRAD, des laboratoires universitaires et une dizaine d'unités du CNRS ou qui lui sont associées. Mais la résolution de ces problèmes dépasse bien souvent la capacité des disciplines traditionnelles de la Science du Sol : la Pédologie, l'Agronomie, la Biologie et ses multiples spécialités. Il est nécessaire d'adopter une approche systémique qui intègre les concepts, les méthodes et les résultats de ces Sciences.

A l'interface entre ces disciplines, l'Écologie du Sol permet seule une telle approche. Elle a pour objet d'étude les multiples systèmes interactifs qui à toutes les échelles de temps et d'espace régissent le fonctionnement du sol et pour méthode d'approche, l'analyse des systèmes. Elle emprunte aux diverses disciplines leurs concepts et leurs techniques.

\* Laboratoire d'Écologie, École Normale Supérieure, Paris

\*\* Station biologique de Paimpont, Université de Rennes

\*\*\* CEPE Louis Emberger du CNRS, BP 5051, 34033 Montpellier.

Les recherches intégrées se heurtent cependant à deux obstacles principaux :

- l'hétérogénéité, reflet des structures créées par la dissipation de sources d'énergie variées : physiques (gravité, capillarité...), chimiques (oxydo-réductions) et biologiques (matières organiques). Cette hétérogénéité spatiale, temporelle et aussi fonctionnelle du milieu doit être décrite et comprise pour que les mesures effectuées aient un sens.

- La diversité des échelles qui rend difficile l'intégration et l'extrapolation des résultats. L'approche hiérarchique paraît la plus apte à résoudre ce type de problème.

C'est pourquoi le groupe d'Écologie du sol, récemment créé au sein de la Société d'Écologie, a pris l'initiative de mettre sur pied un colloque qui permette la confrontation et l'échange entre disciplines pour chercher des solutions communes à la résolution des problèmes conceptuels et méthodologiques reconnus.

### Le colloque

Cette réunion devait permettre de progresser dans l'élaboration d'une Écologie du Sol, en suscitant :

- une meilleure connaissance des multiples interactions entre les composantes physiques, chimiques et biologiques du milieu ;

- l'identification des facteurs importants de l'hétérogénéité (temps, espace, source d'énergie, fonctions) et leurs effets ;

- la définition d'unités d'études communes bien délimitées dans l'espace et dans le temps et fonctionnellement homogènes (ex : agrégat, profil de sol, catena etc...) ;

- la formulation par chaque discipline des concepts et méthodes nécessaires et suffisants pour chaque niveau d'approche.

Cinquante six communications présentées devant 120 participants ont permis de faire le point sur les recherches menées actuellement en France, en Belgique, en Suisse, en Egypte et dans divers pays tropicaux. Ces communications ont été regroupées autour de quatre thèmes : les interactions dans la lumière, les interactions dans la rhizosphère, les interactions contrôlées par la faune, les processus globaux et leur réaction aux perturbations. Chacun de ces thèmes a été présenté par un coordinateur qui avait encore pour rôle de tirer des conclusions et nourrir ainsi la discussion générale du dernier jour.

Ces communications seront publiées dans un ouvrage collectif.

Une sortie sur le terrain organisée avec le concours de l'ENSA de Rennes et de l'Association Française pour l'Etude du Sol complétait ce programme

### Conclusions

1) Le Colloque a permis de vérifier qu'il existe en France une communauté importante et dynamique, apte à créer une écologie du Sol qui puisse résoudre les problèmes posés. La présence d'un nombre important de chercheurs étrangers dans cette réunion à caractère originellement national montre, en outre, que ce groupe francophone s'étend au-delà de nos frontières.

Cette recherche se concentre autour de six pôles :

— la région parisienne (Station d'Écologie du Muséum à Brunoy ; École Normale Supérieure, Université Paris XI, INRA de Versailles, Stations de Fontainebleau-Paris VII et Jouy-ENS),

— la Bretagne (Université de Rennes, Station de Paimpont, INRA de Rennes),

— la région de Nancy (CPB-CNRS, ENSALA, Université de Nancy) ;

— la région lyonnaise et le Centre (Université de Lyon, INRA de Dijon) ;

— Montpellier (CEPE-CNRS, INRA et ENSA, CIRAD) — Toulouse (CERR-CNRS, INRA, Université).

De nombreux centres INRA disséminés sur tout le territoire (Châlons, Laon, Bordeaux, Clermont, Avignon...) et des Universités (Strasbourg, Chambéry, Aix-Marseille, Station de Banyuls-sur-mer -Paris VI) complètent ce réseau.

Beaucoup de travaux de qualité sont produits, ce dont témoignent leur publication fréquente dans les revues internationales les plus sélectives et la part importante tenue par les français dans les réunions internationales (exemple : le récent Congrès International de la Science du Sol tenu à Hambourg).

2) Le cloisonnement entre les disciplines qui freine l'émergence d'une véritable Écologie du Sol, est encore très fort, bien qu'une réelle volonté de dialogue soit évidente (la diversité des spécialités et des Institutions représentées au Colloque en atteste). En conséquence, il est apparu nécessaire de constituer un petit groupe de réflexion, comprenant des spécialistes de chaque discipline, pour homogénéiser les concepts et les échelles d'études et mettre au point un schéma d'ensemble du fonctionnement du sol qui serve de référence. Ce groupe se réunira sous la responsabilité des organisateurs et la publication de son travail constituera la véritable conclusion de ce Colloque.

## II. NOUVELLES DU GROUPE

Environ cent vingt adhésions ont été reçues à ce jour. Elles émanent de différentes instances de recherche : Université + Muséum (35 %), INRA (25 %), CNRS (23 %), ORSTOM + CIRAD (15 %), divers (2 %). Leur répartition géographique est la suivante :

— Région parisienne de Centre-Est 26 % ; Sud et Sud-Est : 18 % ; Ouest : 15 % ; Est : 10 % ; Rhône-Alpes + Dijon : 9 % ; Sud-Ouest : 5 % ; Centre : 4 % ; Outre-mer et étranger : 14 %

En ce qui concerne les orientations scientifiques, la répartition est bien équilibrée : Faune : 34 % ; Sol/végétation : 34 % ; Microbiologie + matière organique : 30 %.

Les collègues qui n'auraient pas encore pris leur adhésion et rempli leur fiche, sont invités à s'inscrire auprès de Madame FUSTEC.

Centre d'Écologie des Ressources Renouvelables  
29, rue Jeanne Marvig — 31055 TOULOUSE

Le bureau du groupe s'est réuni lors du colloque de Paimpont. Les points essentiels suivants ont été discutés :

— publication des actes du colloque.

— prochain colloque du groupe. M. BARDIN propose d'organi-

ser la prochaine réunion à Lyon autour du 15 septembre 1988 avec un thème spécialisé la première journée et ensuite des sujets plus généraux intéressant l'ensemble du groupe.

— une commission restreinte se réunira pour réfléchir sur les concepts de base en Écologie du sol sous la responsabilité des organisateurs du colloque de Paimpont.

## III. CONGRÈS ET COLLOQUES

Le 13ème Congrès de l'Association Internationale de la Science du Sol a eu lieu cette année à Hambourg (RFA) du 13 au 20 août 1986. Il a réuni environ 1200 personnes de 82 pays différents dont 62 français inscrits. Une vingtaine de sessions au total animées par des chaires de nationalité différente, dont trois de nationalité française, ont été consacrées à des présentations orales concernant la biologie des sols : études microbiologiques, études de la rhizosphère, relations plantes organismes, micromorphologie, condition d'oxydo-réduction, cycles de divers éléments C, N, P, S, stabilité et turnover de la matière organique. Deux séances ont été particulièrement consacrées à l'étude de la faune du sol. Le rôle de l'homme dans le fonctionnement des écosystèmes a fait l'objet de quelques communications et d'un nombre assez important de présentations sous forme de posters.

Si cette grande réunion d'un bon niveau a permis aux spécialistes de se rencontrer et de confronter leurs travaux dans le cadre de l'ensemble des sciences du sol, il n'apparaît pas qu'il y ait en pédologie de grands concepts nouveaux. On doit toutefois souligner que la biologie des sols est de plus en plus prise en compte dans les sciences du sol.

J. BERTHELIN et F. TOUTAIN

5ème Symposium International de Biogéochimie des Milieux Naturels (S.I.B.M.N.) — Nancy, 14-18 Septembre, 1987

pour tout renseignement écrire à :

J. BERTHELIN, Centre de Pédologie Biologique, CNRS  
54501 VANDOEUVRE LES NANCY Cédex, France

Le programme comprendra les thèmes suivants :

1. Origine et transformation des traceurs organiques naturels et xénobiotiques dans différents milieux.
2. Biogéochimie des réservoirs profonds (e.g., eaux, huiles).
3. Contrôle biologique des interfaces d'oxydo-réduction (e.g., rôle des donneurs et des accepteurs d'électrons et des organismes).
4. Bioaltération des roches et bioconcentrations des éléments minéraux.
5. Aspects biogéochimiques de la diagenèse et de la formation des sols.
6. Géomicrobiologie des milieux extrêmes.
7. Rôle des surfaces dans les cycles biogéochimiques (e.g., interactions entre organismes ou entre organismes et particules).
8. Paléomicrobiologie et paléoenvironnements.
9. Énergie électromagnétique et processus biogéochimiques.
10. Utilisation des biotechnologies en biogéochimie.

## IV. LIVRES RÉCENTS

*Microfloral and Faunal Interactions in Natural and Agro-Ecosystems*, Ed. : MITCHELLE and J.P. NAKAS, Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers, 1986, 505 p

Un livre tout à fait dans la ligne de ce qui est préconisé dans le cadre de notre groupe. Nous en recommandons vivement la lecture

*Indirect effects of air pollution on forest trees. Root-rhizosphere Interactions. Proceeding of a workshop* ; 5-6 décembre 1985, Com of the European Communities, Bruxelles, 197 p.

Voici en particulier : *Thème 2* : Root development and its dependence on chemical and physical conditions of the soil. *Thème 3* : distribution of nutrients and pollutants in the rhizosphere, and inside the root, availability and uptake in the different root zones. *Thème*

4 : Importance of the soil organisms for root development (identification and function of the mycorrhiza). *Thème 5* : Pathogenic and morphologic changes of/in the root system (cause-effect studies)

Ce fascicule peut être obtenu auprès de M.P. MATHY (Forest Ecology/programme) DG XII-G, Com. des Com. européennes, 200, rue de la Loi, 1049 Bruxelles).

Parution des actes du 1er Symposium européen sur les Mycorrhizes — Dijon, 1-5 juillet 1985. *TITRE* : Aspects physiologiques et génétiques des Mycorrhizes. Éditeurs : V. GIANINAZZI-PEARSON et S. GIANINAZZI.

L'importance des mycorrhizes, symbiose pouvant avoir un grand intérêt pour la production des plantes, a suscité un développement considérable des recherches en Europe sur ce sujet. Ce livre présente les travaux du premier Symposium Européen sur les Mycorrhizes qui s'est tenu à Dijon en juillet 1985. Le thème de cette réunion soulève la nécessité d'approfondir les recherches fondamentales sur le fonctionnement des mycorrhizes, pour mieux comprendre leur écologie et mieux assurer leur utilisation en agriculture, sylviculture et horticulture.

La première partie de cet ouvrage, après deux introductions, présente 16 revues de mycorrhizologiques et de spécialistes de domaines différents mais concernant la recherche sur les mycorrhizes. La plupart des communications (113) présentées dans les ateliers et les débats d'une table ronde se trouvent réunis dans la deuxième partie.

Les différents chapitres traitent des sujets suivants : Développement de l'infection, Interactions cellulaires et processus d'échanges, Nutrition phosphatée et azotée, Bilan énergétique, Effets non nutritifs, Interaction microbienne et environnement, Taxonomie et génétique, Culture *in vitro*, Méthodes analytiques de recherche, Plantes hétérotrophes.

Ce livre est destiné aux chercheurs, professeurs et étudiants particulièrement intéressés par les mycorrhizes. Il s'adresse aussi à tous ceux qui sont concernés par la physiologie de la plante entière et des champignons, la pathologie végétale, la biologie cellulaire, la microbiologie du sol et la biotechnologie microbienne et l'écologie du sol en général.

## V. BRÈVES NOUVELLES

● 8ème réunion du groupe GEMOS (Groupe d'étude de la Matière organique du sol).

Date : 1ère quinzaine de mai 1987

Thème : Évaluation des réserves en azote des sols utilisables par les plantes dans les agrosystèmes tempérés et tropicaux.

Lieu : CIRAD Divis. Agronomie, Avenue du Val de Montferrand, B.P. 5035 — 34032 MONTPELLIER

Organisateur : M. Ch. EGOUMENIDES.

● Création d'une section «Biologie du Sol» dans le cadre de la Société espagnole en Science du Sol. Président : Juan Gallardo Lanchos.

● Création d'un Centre d'Écologie du Sol (Bodenökologie) dans la région de Munich. On cherche un directeur de préférence microbiologiste ou chimiste

## VI. THÈSES

ROZE Françoise. — Le cycle de l'Azote dans les landes bretonnes. Thèse de Doctorat d'État. Soutenue le 17 décembre 1986 devant l'Université de Rennes. I. JURY : TOUFFET, LABROUE, LEFEUVRE, LOSSAINT, TOUTAIN, TREHEN, Laboratoire de M. TOUFFET.

TOSCA Claude. — Structure, dynamique et fonctionnement des écosystèmes prairiaux supraforestiers des Pyrénées Centrales. Thèse de Doctorat d'État de l'Université de Toulouse. Septembre 1986 JURY : REY, LOSSAINT, MONTERRAT, ANGELIER, BAUDIERE, LABROUE. Travail comprenant plusieurs chapitres

consacrés aux sols de haute montagne et à leur dynamique en liaison avec la couverture herbacée. Laboratoire de M. REY

FERRIÈRE G., 1986 — Mouvements naturels des éléments dans une prairie : quantification des échanges d'azote entre lombriciens, sol et plantes. Thèse Doct. État ès-Sciences. Univ. Lyon I, Juin 1986, 1-96. Laboratoire de M. BOUCHE.

MERZOUKI Abdou. — Les effets d'une coupe à blanc sur l'activité biologique d'un sol ferralitique méditerranéen. Thèse de 3e cycle. USTL Montpellier, Septembre 1986. JURY : PARIS, LOSSAINT, SCHAEFFER, BILLES, ROMANE. Laboratoire de M. LOSSAINT

EDDERFOUFI Faouzia. — «Gestion» et dynamique des nutriments dans les taillis de chêne vert âgés et très jeunes. Thèse de 3e cycle, 30.9.1986, USTL Montpellier. JURY : GODRON, LE FLOCH, LOSSAINT, RANGER, RAPP. Laboratoire de M. RAPP.

FRENOT Y., 1986. — Interactions entre la faune lombricienne et les systèmes édaphiques d'une île subantarctique : Ile de la Possession, Archipel du Crozet. Thèse doct. Univ. Rennes I, Sciences de la Vie, 15/09/86, 1-357.

PINAY Gilles, 1986. — Relations sol-nappe dans les bois riverains de la Garonne. Étude de la dénitrification. Thèse Doct. Université Claude Bernard Lyon I. JURY : R. GINET, H. DECAMPS, A.L. ROUX, A. CHALAMET, L. LABROUE, J. LAUGA. Direction : L. LABROUE, CFRR, Toulouse.

## VII. SEMINAR ON «RESOURCES OF SOIL FAUNA IN EGYPT AND IN AFRICA» — CAIRO, 16-20 April 1986

\* \*

### Recommendations

1 — Soil fauna must be considered an essential component of wildlife, and including both vertebrates and invertebrates.

2 — Researchers should focus attention on some groups which certainly have an important role in ecosystem functioning. Taking soil mammals as an example, it is necessary to study their habitat characteristics, their base-line population characteristics, etc., in order to understand their role in the ecosystem and in ecological process

3 — However, the general emphasis of research on soil fauna at present should be on processes, production, diseases, pests, biological control agents, etc. Some important objectives of research should be :

a) Soil fauna as indicators of environmental conditions, e.g., stages of the evolution of the ecosystem at which pests are most likely to outbreak (early warning) ;

b) Soil fauna as early detectors of ecosystem perturbations and deterioration (e.g., salinization, desertification, erosion) ;

c) Soil fauna as management options (e.g., removal of harmful species, introduction of useful ones) ;

d) Comparison of functions of soil fauna under various environmental conditions ;

e) Interactions of soil fauna with other soil organisms ;

f) Effect of soil fauna on soil fertility and productivity.

It is recommended that research along these lines be coordinated among African researchers, in order to facilitate interpretation and comparison of research results. The relevance of this approach to the objectives of African agricultural development cannot be overestimated. In this context, two current programmes are notable as useful tools for encouraging such research : the TSBF Programme (Tropical Soil Biology and Fertility under the International Union for Biological Sciences (IUBS) and UNESCO, and the joint programme between the Dept. of Natural Resources (Inst. of African Res. & Stud., Cairo University) and the IBM Cairo Scientific Center, entitled «Environmental Site Characterization by Soil Fauna in Egypt and Africa».

4 — The Seminar saw it fit to consider aspects of conservation policy of special habitats ranging from wetlands to desert wadis. The Seminar agreed that, as a sound development strategy, national conservation policies should integrate multiple land use objectives, embracing political, economic, educational, and recreational purposes. These policies must be part and parcel of a central blueprint for land use planning at the national level. And while not forgetting that a certain amount of tourism is beneficial for the viability of some conservation areas, it may be necessary for some of these to be that they are either not vulnerable or less effective in the maintenance of ecosystems, administered for strictly conservation purposes. So far, little attention has been given in conservation policies to soil fauna, perhaps assuming both assumptions being untrue.

5 — It is necessary for African countries to reconsider their land reclamation schemes so that these do not irreversibly obliterate wildlife habitats (wetlands, forests, etc.), and endanger their biotas (including soil fauna). In this context, it is desirable that African governments cooperate in establishing regional land use policies, in order to ensure complementarity and to avoid contradictory measures. A good example amenable to such cooperation is the region of the Nile Basin. The forthcoming International Symposium on the Nile Basin, to be held by the Inst. of African Res. & Stud., 1-9 March 1987, should provide a good opportunity for discussing this issue among interested parties.

6 — The Seminar finds it absolutely necessary to plead for rationalization in the use of pesticides and other chemicals in agriculture. Although more research is still needed to be carried out in Africa on the evaluation of the effects of these chemicals on soil and its fauna, it is undoubtedly necessary to preserve beneficial species of soil fauna and flora, as well as other wildlife species, some of which may be useful in future resources programmes, as biological agents of pest control (especially against soil-borne pests), as sources of genetic material, or simply as a means of maintaining the diversity of ecosystems and their biological production processes.

7 — As a vital step towards establishing better land use policies, there is a need to establish land cover maps in which site characterization by soil fauna, and monitoring of environmental conditions as related to changes in populations of soil fauna, can also play an important role.

8 — While the role of soil fauna in establishing and maintaining soil fertility and soil structure is well documented, there is a strong need to demonstrate the economic benefits of soil fauna. Therefore, future work should highlight the practical role of the activity of soil fauna. As an example, one useful approach, for improving agricultural productivity, would be to utilize soil fauna in composting programmes, more efficiently than is hitherto conceived.

9 — Although ecological research on the role of soil fauna in improving agricultural production (irrigation, dryfarming, rangelands), should not be hampered by the unsatisfactory state of knowledge of the taxonomy of various groups of soil animals, it is suggested that researchers in ecological interactions in the soil system, should endeavour to devote some of their research time, say 10%, to taxonomy of the group(s) under study. This is because results based on species are much more useful than those based on large taxonomic groups.

10 — In order to help African wildlife researchers in general, and researchers on soil fauna in particular, to overcome identification problems, a number of measures to be taken at an international level is suggested. These measures include:

- Scholarships for African researchers to visit natural history museums where important collections of African fauna are preserved;
- Missions by non-African renowned taxonomists to African countries, to help establishing local collections of authentically identified specimens and to train local scientists;
- Establishing a network of African Museums of Natural History, with sub-regional centers (e.g., Cairo, Nairobi, Ile-Ife, etc.), which could be supplemented by authentically identified specimens as gifts or long-term loans, from renowned non-African Natural History Museums. Such a network and its operation will need to be supported by international organizations interested in the matter;
- Improving career opportunities for African taxonomists;

e) Encouraging taxonomic studies of often neglected groups, which may yet have an important role in the soil system;

f) Encouraging close cooperation between African countries in taxonomic studies of animal groups common to more than one country, a situation more likely prevalent in countries of the same ecological zones.

11 — As far as education and training are concerned, there is need to incorporate all aspects of results of research on soil fauna in teaching programmes in order to stimulate an almost neglected branch of knowledge. It would be desirable to include soil zoology as a branch of «economic zoology», since, with the prevailing concern for raising agricultural productivity in Africa, together with the slumping oil prices, African countries are looking now more closely to agriculture and soil fertility as the groundwork for future development, if not survival. Thus, more attention is being given now to agriculture in recent development plans and policies. This is where the role of soil fauna can be shown to play its part in improving agricultural productivity, and where training of researchers and technicians is needed for a better management of agricultural resources. The role of soil fauna could be presented in this context as an essential component for the enhancement of agricultural resources. There could therefore be a useful exchange programme for not only staff and students, but for technicians and agricultural extension workers as well.

12 — The participants of the Seminar agreed, having endorsed the above recommendations, that there is a need to establish some form of organization among African soil biologists, to overcome the difficulties hindering the fulfilment of cooperative research programmes outlined above, and the achievement of further progress in this regard, so rendering the coordination of individual research programmes less effective than they should. The participants therefore suggested establishing the:

#### «AFRICAN SOIL BIOLOGY ASSOCIATION» (ASBA)

Whose functions would be to:

- Promote research in African soil biology.
- Facilitate communication among African researchers, with the aim of carrying out similar or comparable research programmes.
- Help in efficient dissemination of research results, their interpretation, and their integration into national development policies.

This Association should be seeking support from interested international organizations, to promote research in African soil biology, including the establishment of an expertise in the taxonomy of African soil fauna, along the lines outlined above. Adherence to the ASBA is open to all African soil biologists, as well as to non-Africans doing research in African soil biology and interested in it. All the participants at this Seminar will be regarded as constituting the nucleus of the membership of ASBA. It is suggested that its Central Office be located at the Dept. of Natural Resources, Inst. of African Res. & Stud., Cairo Univ. It should have a very loose organization, and work through an international organization (several have been suggested), that would accept to devote a section in its newsletter to publish news and material pertaining to ASBA, and edited for it by the Cairo Office. Other interested international organizations will also be invited to lend support to ASBA in whatever ways that would enable ASBA to achieve its objectives. It is also agreed that Prof. S. I. Ghabbour be the Coordinator of all the organizational aspects of the Association, including the contacts for finding a partner in this activity, and/or to lend to necessary support to ASBA in other appropriate ways, so as it could proceed in its operations.

Prof. Samir I. GHABBOUR  
Seminar Organizer,  
Cairo, Egypt

## LA SOCIÉTÉ ALLEMANDE D'ÉCOLOGIE

La société allemande d'Écologie créée en 1971 compte actuellement 1.400 membres. Elle est dirigée par un bureau de 9 personnes et un conseil de 18 membres, chacun d'eux représentant un des aspects principaux de l'Écologie : Sciences agricoles, Sciences forestières, Pédologie, Botanique, Géographie, Informatique et Biométrie, Climatologie, Limnologie, Biologie marine, Microbiologie, Protection de la Nature, Écophysiologie, Écotoxicologie, Biologie des populations, Droit, Aménagement urbain et des paysages, Zoologie, Sciences économiques.

Son activité s'organise essentiellement autour de sessions annuelles (Jahrestagungen) d'une semaine environ dans les différentes villes de la RFA ou des pays voisins germanophones, dont les communications sont publiées *in extenso*.

Les généralités (annonces, ouvrages, C.R. de colloques, C.R. financiers, nouveaux adhérents etc.) sont publiées dans des fascicules semestriels.

Siège social : Gesellschaft für Ökologie, Lehrgebiet Geobotanik, D-8050 Freising — Weihenstephan (Bavière).

## 13e Volume des sessions annuelles :

Vol. XIII : 13e session, Brême 1983. Ed. G. WEIDEMANN. G.F.O. Göttingen, 1985, 830 p. (résumés anglais). Thèmes traités : Écologie littorale, Zones humides, Écologie théorique, Utilisation de l'ordinateur, Écologie biochimique, Didactique écologique (111 contributions)

## Pour se procurer ce volume :

Société d'Écologie,  
Rédaction, Untere Karspüle,  
D-34000 GÖTTINGEN.

Prix 80 DM (par souscription de la série : 50 DM. Gratuit pour les membres de la Société ayant acquittés leur cotisation (40 DM ; étudiant 20 DM).

P.L.

# ANNONCES DE COLLOQUES

## MEDEVOS V

«La 5ème Conférence Internationale MEDEVOS V sur les ÉCO-SYSTÈMES À CLIMATS MÉDITERRANÉENS se tiendra à MONTPELLIER du 15 au 21 juillet 1987 à l'Institut Agronomique Méditerranéen. Cette conférence est organisée par Francesco di CASTRI et traitera des ÉCHELLE DE TEMPS DES RÉPONSES AU STRESS HYDRIQUE SOUS CLIMATS MÉDITERRANÉENS.

Pour s'inscrire et plus ample information contacter  
Le COMITÉ D'ORGANISATION MEDEVOS V  
Centre Emberger-CNRS  
Route de Mende BP 5051  
34033 MONTPELLIER CEDEX FRANCE

•  
•

ANNONCES RELEVÉES DANS INTECOL NEWSLETTER  
16 (5), octobre 1986

## COLLOQUES 1987

May 14-15

*Annual Conference on Wetlands Restoration and Creation*. TAMPA, FL USA. Enq : F.J. Webb, Jr., Director of Economic Development, Hillsborough Community College, Plant City Campus, 1206 North Park Rd., Plant City, FL 33566 USA.

May ?

*International Conference on Technological and Economical Problems of Environment SVIECO '87*. SVISHTOV, BULGARIA. Enq : Prof. H. Marinov, SVIECO '87, Higher Inst. of Economics and Finance, 5250 Svshov, Bulgaria.

Jun 8-12

*International Workshop on Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants (IUBS/UNESCO/MAB)*. BANGI, MALAYSIA. Enq : MAB Secretariat, Division of Ecological Sciences, UNESCO, 7, Place de Fontenoy, 75700 Paris, France, or Fr N. Tamin, Dep. of Botany, Univ. Kebangsaan Malaysia, Bangi, Selangor, Malaysia.

Jun 14-19

*41th European Congress of Biotechnology*. AMSTERDAM, THE NETHERLANDS. Enq : R.R. van der Meer, POB 18531, NL-EM, The Hague, The Netherlands.

Jul 6-10

*2nd International Symposium on the Nutrition of Herbivores*. BRISBANE, AUSTRALIA. Enq : Secretariat, 2nd International Symposium on the Nutrition of Herbivores, c/o Dep. of Animal Production, Univ. of Queensland, St. Lucia, Queensland 4067, Australia.

Jul 14-18

*International Symposium on Vegetational Structure*. UTRECHT, THE NETHERLANDS. Enq : Symposium Secretariat, International Symposium on Vegetational Structure, Dep. of Plant Ecology, Lange Nieuwstraat 106, 3512 PN Utrecht, The Netherlands.

Jul ?

*International Seminar of the International Association for Landscape Ecology*. MUNSTER, FRG. Enq : S.M. ten Houtte de Lange, Research Inst. for Nature Management, POB 46, 3956 ZR Leersum, The Netherlands.

Jul 24 - Aug 1

*14th International Botanical Congress (IUBS)*. BERLIN, FRG. Enq : Botanisches Museum Berlin-Dahlem, Konigin-Luise-Str. 6-8, D-1000 Berlin, 33, FRG.

Aug 8-13

*Annual Meeting of the Ecological of America*. COLUMBUS, OH USA. Enq : Dr. D.T. Patten, Center for Environmental Studies, Arizona State Univ., Tempe, AZ 85287 USA

Aug. 10-20

*16th Pacific Science Congress : Coral and Coral Reefs-Ancient and Modern (PSA)*. SEOUL, KOREA. Enq : PSA Secretariat, POR 17801, Honolulu, HI 96817 USA.

Aug. 16-23

*8th International Congress of Logic, Methodology and Philosophy of Science (IUHPS)*. MOSCOW, USSR. Enq : ICSU Secretariat, 51 Bd. de Montmorency, 75016 Paris, France

IIe Simposio internacional sobre pinos pinoneros  
6-8 août MEXICO

État actuel des connaissances en Biosystématique, Écologie, Protection et Conservation et Commercialisation

Comité d'organisation. Pour la France

Dr. M.F. PASSINI  
Laboratoire de Botanique Tropicale  
Université Pierre et Marie Curie  
12, rue Cuvier  
75005 PARIS  
Tél. (16-1) 43 36 25 25 p. 36-42

Demande de renseignements et propositions de communications à adresser à M.F. PASSINI.

•  
•

JOURNÉES INTERNATIONALES DE BIOSPÉOLOGIE  
SAINT-AMAND-MONTROND (Cher, France)  
21-24 septembre

Organisées par la Société de Biospéologie et le Spéio-club du Berry

Organisation, Coordination, Renseignements.

J.J. GEOFFROY  
Ecole Normale Supérieure  
Laboratoire de Zoologie  
46, rue d'Ulm 75230 PARIS Cedex 05  
Tél. (16-1) 43 29 12 25 p. 36-94





Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

Photocomposition-Maquettisme, Ch. LHÉRITIER - COMPO-SCIENCE, 34270 Les Matelles  
Impression **TECHNIC-OFFSET** — *Imprimé en France.*  
Numéro d'inscription à la Commission Paritaire : 50062

## INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Le **Bulletin d'Ecologie** ne publie que les travaux des membres de la Société d'Ecologie ; seuls les manuscrits des auteurs en règle avec le trésorier seront examinés. Tous les articles seront soumis à un comité de lecture.

Les manuscrits, soignés dans le fond et dans la forme, seront fournis en **trois exemplaires** sous leur forme définitive ; ils devront être **entièrement dactylographiés** au recto de feuilles 21 x 29,7 avec double interligne et marge de 5 centimètres. Ils devront être préparés en tenant compte de la présentation générale du **Bulletin d'Ecologie**. Ils devront comprendre, dans l'ordre :

Le titre ;

Le nom de l'auteur (ou des auteurs) avec le prénom en entier ;

L'adresse complète ;

Le résumé en français et le summary en anglais, d'une dizaine de lignes chacun au maximum. Les résumés devront indiquer s'il s'agit d'une mise au point ou d'un travail original, et dans ce dernier cas contenir les principaux résultats nouveaux qui seront apportés ;

La traduction en anglais du titre de l'article ;

Les mots-clés : liste succincte de mots significatifs ;

Une proposition de « titre courant » ne dépassant pas une quarantaine de signes ;

Le texte proprement dit avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et la mention dans la marge, au crayon, des passages qui peuvent être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée à l'exception des noms latins des organismes qui seront soulignés d'un trait et de ceux des auteurs qui seront soulignés de deux traits.

Les tableaux devront être présentés dactylographiés d'une façon correcte afin de pouvoir être clichés directement par l'imprimeur. Ils seront numérotés de 1 à n (en chiffres romains) et munis chacun d'une légende. Les légendes des tableaux seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, numérotée de 1 à n devra être conçue en tenant compte du format du **Bulletin d'Ecologie**. Les dessins originaux seront fournis (et non des photocopies). Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être envoyées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée sera indiquée au crayon. Les photographies seront numérotées et légendées avec les figures. Les légendes de toutes les figures seront dactylographiées à la suite sur des feuilles séparées.

La bibliographie sera présentée conformément au modèle que l'on peut trouver dans le **Bulletin d'Ecologie**. Les titres des revues et les titres des livres ou des thèses seront soulignés d'un trait.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la demande de tirés-à-part. **Aucune correction d'auteur ne sera acceptée.** Seules les erreurs typographiques devront être corrigées. Toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Si les épreuves ne sont pas retournées dans les délais impartis elles seront corrigées par les soins de la rédaction, ou bien la parution de l'article sera retardée.

Les résumés de thèses devront être dactylographiés selon une présentation que les auteurs peuvent connaître en consultant le **Bulletin d'Ecologie**.

Tous les manuscrits qui ne répondront aux normes indiquées ci-dessus seront retournés à leurs auteurs.

### SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

C/O Secrétariat Faune-Flore  
57, rue Cuvier  
75231 PARIS CEDEX  
**Tél. 336.54.22**

C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

### TARIF D'ABONNEMENT POUR 1987

| PARTICULIERS :                                 | Cotisation | Abonnement | Total  |
|------------------------------------------------|------------|------------|--------|
| FRANCE ET C.E.E.                               | 60 F       | 210 F      | 270 F  |
| AUTRES PAYS                                    | 60 F       | 275 F      | 335 F  |
| Étudiants et Stagiaires<br>étrangers en France | 30 F       | 100 F      | 130 F  |
| COLLECTIVITÉS :                                | H.T.       | T.V.A. 4 % | T.T.C. |
| FRANCE                                         | 423,08 F   | 16,92 F    | 440 F  |
| Agence et Libraires<br>(remise 10 %)           | 380,77 F   | 15,23 F    | 396 F  |
| ÉTRANGER                                       | 442,31 F   | 17,69 F    | 460 F  |
| Agences et Libraires<br>(remise 10 %)          | 398,08 F   | 15,92 F    | 414 F  |

**IMPORTANT :** Toutes les cotisations doivent être payées directement et de façon impersonnelle à la **SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE**.

